

ВСЕСОЮЗНАЯ АКАДЕМИЯ СЕЛЬСКОХОЗЯЙСТВЕННЫХ НАУК имени В. И. ЛЕНИНА
ИНСТИТУТ ЗАЩИТЫ РАСТЕНИЙ

ТРУДЫ ПО ЗАЩИТЕ РАСТЕНИЙ. II СЕРИЯ, ВЫП. 8

К. М. СТЕПАНОВ

Stepanoff



РАСПРОСТРАНЕНИЕ ИНФЕКЦИОННЫХ
БОЛЕЗНЕЙ РАСТЕНИЙ ВОЗДУШНЫМИ
ТЕЧЕНИЯМИ

Б. АН. XV 36

Борьба с вредителями с.-х. растений

Серия XVII № 4

ИЗДАТЕЛЬСТВО ВСЕСОЮЗНОЙ АКАДЕМИИ С.-Х. НАУК имени В. И. ЛЕНИНА
ЛЕНИНГРАД

1935

МОСКВА

ОПЕЧАТКИ

Страница.	Строка	Напечатано	Следует читать
37	2 сверху	0,7	0,1
46	13 "	на 1 кв. см.	на 1 куб. см.
51	7 "	$1,8 \cdot 10^9$	$1,8 \cdot 10^9$
51	11 снизу	$3,2 \cdot 10^{10}$	$3,2 \cdot 10^{10}$

THE LENIN ACADEMY OF AGRICULTURAL SCIENCES
INSTITUTE FOR PLANT PROTECTION

ТРУДЫ
ПО ЗАЩИТЕ РАСТЕНИЙ

II Серия: ФИТОПАТОЛОГИЯ

Выпуск 8

BULLETIN
OF PLANT PROTECTION

II Series: PHYTOPATHOLOGY

No. 8

PUBLISHED BY THE LENIN ACADEMY OF AGRICULTURAL SCIENCES
LENINGRAD 1935 MOSCOW

ВСЕСОЮЗНАЯ АКАДЕМИЯ СЕЛЬСКОХОЗЯЙСТВЕННЫХ НАУК им. В. И. ЛЕНИНА
ИНСТИТУТ ЗАЩИТЫ РАСТЕНИЙ

К. М. СТЕПАНОВ

РАСПРОСТРАНЕНИЕ
ИНФЕКЦИОННЫХ БОЛЕЗНЕЙ
РАСТЕНИЙ ВОЗДУШНЫМИ
ТЕЧЕНИЯМИ

K. STEPANOV

DISSEMINATION OF INFECTIVE
DISEASES OF PLANTS BY AIR
CURRENTS

ИЗДАТЕЛЬСТВО ВСЕСОЮЗНОЙ АКАДЕМИИ С.-Х. НАУК им. В. И. ЛЕНИНА
ЛЕНИНГРАД 1935 МОСКВА

ПРЕДИСЛОВИЕ

Одним из основных путей расселения как паразитных, так и сапрофитных грибов является воздух. Считаясь с огромной распространенностью грибов и их исключительно большой плодовитостью, можно предположить, что воздух окажется насыщенным спорами грибов.

Если такое утверждение оказалось бы обоснованным, можно ясно представить себе все последствия, вытекающие из него для многих областей.

В особенности такое положение вещей богато последствиями в области сельского хозяйства: действительно, учитывая исключительную подвижность воздушной среды (турбулентность), легкость и незначительные размеры спор, можно предположить, что в любой момент в воздухе проносятся неисчислимые количества их, что они во множестве оседают на растения и на почву, создавая угрозу здоровью наших культур, сводя на нет значение профилактических мероприятий и даже обходя воздвигаемые нами искусственно препятствия к расселению болезнетворного начала в виде карантинных мер и сходных с ними мероприятий.

Однако, все данные, которыми мы располагаем из практики, свидетельствуют, что такого хаотического расселения инфекционного начала заболеваний на самом деле нет, и при бесспорно большом значении самого факта приспособленности спор грибов к воздушной миграции — она имеет свои пределы.

Детальному изучению этого вопроса, в частности разрешению противоречий между утверждениями, покоящимися больше на априорных суждениях, нежели на теоретической основе, а также нахождению основных закономерностей расселения спор паразитных грибов с воздушными течениями и посвящена настоящая работа.

Проф. Н. А. Наумов

ВВЕДЕНИЕ

В явлениях заболеваний растений, особенно эпифитотических, большое значение имеют моменты распространения инфекционного начала. Распространению его содействуют разнообразные факторы: воздух, вода, почва, насекомые и др. животные; инфекция может передаваться и самим растением (семена, плоды, черенки и пр.); огромную роль играет хозяйственная деятельность человека. Смотря по условиям и характеру болезни, преобладающая роль в распространении инфекции падает на долю того или иного из перечисленных факторов или определенной группы их. Так, корневой рак (*Pseudomonas tumefaciens*) в пределах участка может распространяться почвенными насекомыми (хрущи, проволочники) и с.-х. орудиями, а из района в район — дичками и саженцами. Бактериальный "ожог" плодовых деревьев (*Bacillus amylovorus*) передается с помощью пчел и др. опылителей, многие головневые — с помощью семян и воздуха; мучнистые росы, ржавчина и пр. — ветром.

Если взять все многообразие болезней растений в целом, то для подавляющего большинства их преимущественная роль в распространении инфекции принадлежит безусловно воздуху, как среде наиболее подвижной, постоянно и тесно соприкасающейся с растениями и всегда засоренной спорами грибов, бактериями и прочими инфекционными зачатками. Положение это подтверждается всей практикой борьбы с болезнями растений: опрыскивания и опрыскивания, имеющие целью предохранить растения от заражения осаждающимися из воздуха спорами, искоренение промежуточных хозяев, передающих культурным растениям по воздуху инфекцию ржавчины, дезинфекция плодо-овощехранилищ и т. д.

Явления распространения инфекции воздушными течениями близко касаются многих вопросов фитопатологии. Основной из них — дальность распространения инфекционных болезней растений воздушными течениями. Этот вопрос один из наиболее существенных во всем деле защиты растений от болезней: от решения его в значительной степени зависит точное понимание многих фактов расселения и развития болезней в прошлом и настоящем, что, в свою очередь, дает основания к прогнозу распространения их в будущем. В частности, решение этого вопроса позволяет установить причины развития отдельных болезней растений в местностях, где свои источники первичной инфекции отсутствуют или наличие их является сомнительным. Примером тому являются эпифитотии ржавчины в Канаде и северных Штатах, а у нас — на Дальнем Востоке и др. районах. Проблема освоения новых площадей также имеет близкое отношение к этому вопросу (возможность заноса по воздуху отдельных заболеваний из старых сельскохозяйственных районов).

Близко связан с этим вопрос о карантинных зонах. Необходимо ли при установлении последних учитывать возможность дальнего распространения инфекции по воздуху? Исторические факты расселения отдельных болезней говорят, повидимому, за то, что роль воздушных течений в этом отношении очень незначительна, или по крайней мере ограничена (Н. Наумов, 1917, 1926; Витлер, 1917). Так ли оно в действительности и применим ли такой вывод ко всем случаям? Далее, иско-

ренение промежуточных хозяев. История кампаний по искоренению барбариса в отдельных странах свидетельствует о сплошном уничтожении его (Стакман, 1923). С другой стороны, имеются многочисленные наблюдения, устанавливающие, что инфекция от барбариса, крушины, смородины и можжевельника действует на определенных расстояниях (см. ниже). Возникает вопрос — необходимо ли сплошное уничтожение промежуточных хозяев или его достаточно проводить по определенным зонам. Каково должно быть отношение к отдельным кустам или зарослям, удаленным от посевов (посадки в городском саду и т. д.)? Экономически далеко не безразлично — производить ли искоренение промежуточного хозяина сплошь или только выборочно — и решение этого вопроса имеет большое значение, особенно у нас, при широкой распространенности промежуточных хозяев (Граншелль, 1934).

Мы здесь не касаемся другого важного вопроса — насколько в отдельных районах вообще велика роль промежуточных хозяев, как источников первичной инфекции; последняя может возникнуть и от других источников, как перезимовавший мицелий на озимых посевах, или перезимовавшие уредоспоры.

Вот главнейшие вопросы, решение которых непосредственно зависит от изучения явлений распространения инфекции по воздуху. Значение его, однако, гораздо шире. Например, прогноз. Если известны закономерности рассеивания спор в воздухе, то возможно предугадывать сроки оседания их на растения, а это, в свою очередь, определяет сроки защитных опрыскиваний. Далее — районирование мероприятий. Если имеются определенные зоны распространения инфекции, то, следовательно, по этим зонам возможна дифференциация мероприятий: в одних зонах, где имеются обильные запасы инфекции, необходимы систематические и сплошные отработки, в других, более или менее удаленных от источников инфекции, необходимы лишь контроль и спорадические отработки, в третьих можно вообще не применять мер борьбы с данной болезнью.

Моменты распространения инфекции воздушными течениями имеют значение в методике исследовательских работ: размещение делянок в поле или вегетационных сосудов в оранжерее при опытах с инфекционными болезнями растений, борьба с загрязнением чистых культур грибов и бактерий в лаборатории и т. п. Закономерности распространения болезней по воздуху могут быть применены в практике селекционных работ, где приходится считаться с вероятностью переноса пыльцы на то или иное расстояние. Наконец, они имеют значение при решении отдельных теоретических вопросов. Так, многие вопросы фитогеографии — расселение растений, в частности грибов, по земному шару, продвижение отдельных заболеваний растений по материкам и т. д. — получают достаточное освещение, если известны закономерности переноса спор и семян по воздуху.

Таким образом, вопросы распространения инфекции воздушными течениями имеют значение во многих областях практической и научной работы. Этим вопросам различными исследователями уделялось много внимания. Несмотря на то, что в литературе имеются многочисленные данные в этой области, здесь не мало еще темных вопросов и дальнейшие исследования в этом направлении необходимы. Учитывая недостаточную изученность разбираемых здесь явлений и их значение в деле борьбы с болезнями растений, лаборатория экологии сектора фитопатологии ВИЗРа поставила с весны 1933 г. специальную работу.

В непосредственную задачу последней входило, на основании соответствующих экспериментов и имеющихся в литературе данных, более детальное обсуждение основного вопроса — дальности распространения инфекционных болезней растений воздушными течениями. Дальность распространения представляет собой сложное биологическое явление: зависит она не просто от дальности переноса по воздуху инфекционных частиц, как это некоторым казалось, но от целого ряда моментов, определяющих собой жизнеспособность инфекционных частиц, вероятность попадания их на соответствующие части поражаемого растения, а также условий прорастания и инфекции. Такими моментами являются: 1) отчленяемость инфекционных частиц от субстрата; 2) жизнеспособность их; 3) дальность механического рас-

сеивания их; 4) степень рассеивания их в пространстве; 5) запас инфекции; 6) препятствия; 7) размер поверхности, улавливающей оседающие из воздуха инфекционные частицы, угол наклона ее к горизонту; 8) „нормы“ зараженности воздуха и 9) состояние воздушной среды (температура, влажность, осадки, давление, воздушные течения).

В своей работе мы за истекший период останавливали главное внимание на 1, 3, 4 и, частично, на 5 и 8 вопросах. Проблема в целом еще не закончена, но полученные в нашей работе данные позволяют уже в настоящий момент формулировать некоторые положения, которые, с одной стороны, дают возможность значительно ближе и обстоятельнее рассмотреть основной вопрос разбираемых здесь явлений, и, с другой, определяют собой направление и содержание дальнейших работ для проверки полученных данных и более полного охвата поставленной проблемы в целом.

Работа проводилась в лаборатории в Ленинграде. С целью проверки некоторых лабораторных исследований и получения данных по рассеиванию инфекционных частиц в природных условиях, отдельные опыты и наблюдения проводились на опытном участке ВИЗРа (Елагин остров), а также, частично, в окрестностях Ленинграда. Объектами работ являлись разнообразные грибы, как основные возбудители инфекционных заболеваний растений. Для решения принципиальных вопросов нам казалось методически обоснованным брать в качестве объектов также споры грибов, не обладающих производственным значением, а также споры некоторых других растений (*Lycopodium*).

Обзор литературы

Вопрос о распространении инфекции воздушными течениями не нов. В литературе имеется очень много данных, касающихся в той или иной мере этого обстоятельства, начиная от самых смутных, общих предположений и кончая указаниями о засоренности воздуха спорами, даваемыми в результате анализа его при помощи аэроплана или аспираторов, приводимых в действие электромоторами. Имеющиеся данные рассеяны в многообразной литературе, часто непосредственно не относящейся к данному вопросу, и использовать ее полностью представилось делом весьма трудным, граничащим с невозможностью. Здесь мы ограничиваемся кратким обзором основных направлений работ и полученных последними данных.

Указания о засоренности воздуха спорами грибов имеются уже во второй половине XVIII в. у Gleditsch (1766). Это, повидимому, одно из ранних указаний подобного рода. Научные исследования по микрофлоре воздуха начались, в сущности, в первой половине прошлого столетия, в период знаменитого спора о „самородном зарождении“. В связи с этим спором, многими учеными того времени проводились исследования воздуха, как носителя заразного начала, причиняющего разложение, брожение органических веществ, с применением микроскопа, методов чистых культур, фильтрации воздуха (Шредер, Эренберг, Пуше, Пастэр и др.). Основательные исследования в этом направлении проводились Пастером, который окончательно установил наличие в воздухе микроорганизмов. Полученные им данные были подтверждены и другими исследователями.

Исследования воздуха, которые с той поры начали расширяться, касались общих вопросов: состав микрофлоры, количественные колебания ее по периодам суток, временам года, в зависимости от состояния атмосферы, высоты над землей, близости населенных пунктов и т. п. После принципиального решения вопроса о воздухе, как носителе разнообразных микроорганизмов, начались широкие работы по сбору фактического материала, относящегося к явлениям распространения их воздушными течениями. Достаточно разработанная по тому времени методика позволяла ставить подобные работы. Сюда следует отнести в первую очередь работы Пастера. Применяя метод чистых культур и фильтруя воздух аспиратором через гремучую вату, он мог улавливать различные микроорганизмы: *Mucor*, *Penicillium*,

дрожжи, а также бактерии. Он установил, что число спор грибов уменьшается в воздухе с высотой над землей, что оно уменьшается после дождя и что утром их меньше, чем вечером (1862).

Учеты микрофлоры воздуха с разнообразными целями и результатами проводились во второй половине прошлого столетия рядом исследователей — Микель, Миrtle, Кох, Кон, Тиссанье, у нас — Сорокин и др. По данным Микеля (1878 и др.) зараженность воздуха доходила до 500—5000 (и даже 120 000) различных спор плесеней и др. в 1 куб. м воздуха. Во время зимы число микроорганизмов в воздухе оказывалось по его данным невеликим, весной оно увеличивалось, летом оставалось постоянным и осенью уменьшалось. В ту пору имелись попытки увязать результаты исследований воздуха с заболеваемостью людей, не давшие, впрочем, определенных результатов. Сюда можно отнести работы Thompson в Англии (1854 г.), Микеля — в окрестностях Парижа (1. с.) и Сиппингхэм — в Калькутте (1878).

Вопросами распространения воздушными течениями болезней растений стали заниматься почти одновременно или, по крайней мере, вскоре же после упомянутых здесь общих работ. Вначале работы в этом направлении были единичны, а затем, к концу прошлого и в начале нынешнего столетий они стали заметно расширяться и эта тенденция к расширению подобных работ наблюдается вплоть до наших дней. Многочисленные работы в этой области содержат в себе обилие фактических данных, касающихся состава микрофлоры воздуха, изменения его в зависимости от условий погоды, времени года, периодов суток, зараженности участков и близости к ним пунктов наблюдений, сроков появления в воздухе спор определенных видов грибов, в зависимости от появления болезней, вызываемых этими грибами и т. д. Это — преимущественно наблюдения и анализы воздуха или общего характера, или относящиеся к определенным болезням растений, проводившиеся в различных местностях, с применением разнообразных методов и аппаратуры.

Из относительно ранних указаний о распространении болезней растений воздушными течениями имеются у Ward, Smith, Tubeuf, Klebahn, Brefeld, Falck и др. Ward в 1881 г., отмечал большое значение ветра в распространении спор *Hemileia vastatrix* (ржавчина листьев кофе), которые можно улавливать на стеклах, смазанных глицерином (1905). Tubeuf (1901) наблюдал вспышку эцидиальной стадии *Chrysomyxa rhododendri* на расстоянии 6 км от альпийской розы, в связи с чем он заключает, что споридии гриба должны были перенестись на это расстояние ветром. В результате опытов этот автор установил рассеивание ветром эцидиоспор *Cronartium ribicola* на черную смородину на расстоянии 120 м в одном случае и на 500 м — в другом. Klebahn (1904) проводил многочисленные анализы воздуха, выставляя ловушки из ваты весной и летом и находил тысячи уредоспор *Puccinia graminis* и др., в меньшей степени — эцидиоспоры и еще реже — телетоспоры. На основании своих работ и случаев заноса издалека частиц песка, Klebahn выдвинул теорию распространения ржавчины воздушными течениями на далекое расстояние, которая встретила у одних исследователей поддержку, а у других — резкую критику. Brefeld и Falck (1905) указывают на значение ветра для распространения во время цветения пшеницы и ячменя спор пыльной головни. Brefeld доказал опытом инфекцию кукурузы головней (*Ustilago zea*) на расстоянии 20 м от зараженной почвы, благодаря переносу базидиоспор ветром. Подобных работ можно указать много.

В дальнейшем содержание работ значительно расширяется, хотя методы и направление их в основном остаются теми же. Данные всех этих и последующих работ представляют богатый фактический материал, который во всей совокупности может быть использован в дальнейших исследованиях для более широких обобщений. Однако, углубленных теоретических исследований проводилось очень мало, так что получаемые в итоге работ выводы не всегда получают достаточное освещение.

Из общих работ по микрофлоре воздуха заслуживают внимания исследования Saito, Ячевского, Воппье, Matruhot и Combes, Шитиковской-

Русаковой и др. Перечисленные авторы занимались систематическими исследованиями микрофлоры (преимущественно микрофлоры) воздуха, касающимися как состава ее, так и колебаний его в зависимости от условий среды. По данным Saito (1904 и др.), проводившего исследования воздуха в саду, госпитале и лаборатории в Токио, в воздухе наиболее обычны споры *Cladosporium*, *Penicillium glaucum*, *Epicoccum*, *Aspergillus*, *Catenularia*, *Mucor*, *Rhizopus nigricans*, *Macrosporium* и *Monilia*. Он встречал также *Botrytis cinerea*, *Verticillium* и *Fusarium*. По его данным на состав воздушной флоры имеют влияние условия сезона, дождь, температура и сила ветра. Воздух на море, вдали от берегов, содержит мало спор и бактерий. Исследуя воздушную флору дрожжей в Дайрене (Манчжурия), он отметил, что дрожжи более обычны в холодную погоду, чем в теплую, в сухую, чем в сырьую, в ветреные дни, чем в безветреные. В дождливые или снежные периоды встречается очень мало дрожжей.

Ячевский (1910) проводил систематические исследования атмосферной пыли в б. Смоленской губ., применяя аэрископ типа Cunningham. По его данным, состав пыли изменяется по временам года. Весной много пыльцы сосны, эцидиоспор, а также базидиоспор (на стеклах встречались базидиоспоры *Gymnosporangium* (?). Летом много пыльцы злаков, спор головни, уредоспор ржавчины. Осенью пыльца и уредоспоры почти совсем исчезают. Зимой число грибных спор значительно уменьшается и состав их становится более однообразным (*Penicillium*, *Alternaria*, *Mucor*). В сухую погоду больше атмосферной пыли, в дождь она уменьшается и при продолжительных дождях изредка встречаются грибные споры, бактерии и пр. (после дождя число грибных спор возрастает, что объясняется тем, что влажность способствует развитию болезней). Колебания температуры, повидимому, не играют никакой роли, а также и направление ветра. Сила же ветра имеет большое значение (при сильном ветре всегда осаждалось больше спор).

Воппier, Matruchot и Combes (1911) изучали во Франции рассеивание спор в атмосфере, причем нашли, что с высотой число их уменьшается, что в лесу воздух сильнее засорен микроорганизмами, причем грибы преобладают.

Сюда следует отнести также и работы Н. А. Наумова (1919 и дальнейшие годы) в Детском Селе и др. пунктах, в которых применялась в значительной степени оригинальная методика исследований (неопубликованные данные).

Продолжительные работы проводила Шитикова-Русакова (1926 и дальнейшие) в различных районах Союза: Ленинградская обл., Западная Сибирь, Дальний Восток и Северный Кавказ¹. Внимание уделялось преимущественно ржавчинам. При исследованиях воздушной флоры она применяла аэрископ типа Cunningham, чашки Петри с питательными средами и непитательным агаром, предметные стекла, смазанные желатин-глицерином и пр. Основные выводы ее работ сводятся к следующему: 1) чем ближе к поверхности почвы, тем более оседает спор; 2) оседание их за вечерние иочные часы в несколько раз меньше, чем за дневные; 3) оседание в дождливые дни резко падает или сходит на-нет; 4) интенсивность оседания среди растений при различных скоростях ветра тем больше, чем сильнее ветер (при увеличении скорости ветра в 2 раза количество летящих спор, как то было установлено аэрископическими анализами, увеличивается до 4 раз); 5) в воздухе преобладали *Helminthosporium*, различные ржавчинные, пыльная головня и *Alternaria*. За ними идут более редко встречающиеся: *Cladosporium*, *Septoria*, *Ramularia*, *Ovularia*, *Macrosporium*, *Peronospora*, *Didymosphaeria*, *Tilletia tritici*, *Urocystis occulta*, *Hormodendron*, *Scolecothrichum*, etc.

Путем анализа засоренности воздуха спорами ржавчин и сопоставления полученных данных с распространением в районах работ промежуточных хозяев и сроками появления ржавчины на полях автор высказывает твердое убеждение о заносе ржавчины из отдаленных местностей, в частности из Манчжурии в Амурскую область (1927). Не останавливаясь на последнем вопросе, речь о котором у нас будет ниже,

¹ К сожалению, ее дальнейшие работы не опубликованы.

отметим, что приведенные здесь выводы основаны целиком на фактических данных улова спор из воздуха. Как мы уже отмечали, теоретических исследований не было, почему наблюдавшиеся явления или не получают совсем освещения или получают последнее в очень слабой форме.

Из многочисленных работ, относящихся к отдельным заболеваниям, заслуживают внимания исследования по *Endothia parasitica* (распространенная в США болезнь каштанов), *Venturia inaequalis* и ржавчинам. В отношении первого гриба проведены обстоятельные исследования целым рядом авторов: Anderson, Rapkin, Babcock, Heald, Gardner и др. (1912 и др.) Исследования касались разнообразных вопросов. Результаты в основном заключаются в следующем: 1) выбрасывание аскоспор *Endothia parasitica* продолжается все время, пока кора, на которой образуются перитеции, остается сырой; 2) аскоспоры преобладают в воздухе в период выбрасывания их (во время и после дождя); 3) в сухую погоду аскоспор в воздухе мало; 4) споры ловились на расстоянии до 414 футов от ближайшего больного дерева, причем количество их по мере удаления от последнего убывает.

Подобные работы проводились в отношении *Venturia inaequalis*. Наиболее обстоятельные исследования, касающиеся рассеивания аскоспор и конидий, проведены Gray и Keitt (1925), Keitt и Jones (1925, 1926), Wiesmann (1932) и мн. другими. Имеются многочисленные работы в отношении ржавчины. Помимо указанных выше авторов, следует указать работы Adenholt и Ruhland, Stakman, Freeman и Johnson, Gassner, Lambert, Русакова и мн. др. Характер работ в основном тот же, что мы здесь показали на примерах. Все чаще начинают останавливаться на вопросах дальности действия промежуточных хозяев (Lambert, Русаков, Stakman, Грушевой, Горленко и др.) и заноса инфекции на далекое расстояние. Изучение последнего вопроса расширяется и оно начинает давать, повидимому, все больше данных в пользу положительного его решения, особенно, когда к работам по изучению воздушной флоры стали привлекать аэроплан. Полеты с целью исследования воздуха впервые, повидимому, производились группой фитопатологов в 1921 и 1922 гг. в Южном Техасе, Небраска, Канзасе и Оклахоме (Stakman и др. 1923). Главнейшие результаты их полетов следующие: 1) наиболее многочисленные в верхних слоях воздуха были споры *Alternaria* и *Cladosporium*; 2) из всех спор ржавчинных там преобладали уредоспоры; 3) споры очень многочисленны до 3500 м; выше встречаются относительно редко; на высоте 5000 м пойманы 2 уредоспоры (повидимому, *Puccinia tritici*); 4) споры *Alternaria*, пойманные на высоте 900—3500 м, легко прорастали; прорастаемость уредоспор в среднем равнялась 11%. В одном случае проросло 64% уредоспор, пойманных на высоте 600 м. Легко прорастали уредоспоры, пойманные на высоте 2100 м. Отдельные эцидиоспоры, пойманные на высоте 300 м, также прорастали.

Интересно отметить, что при полетах в 1922 г. в Небраска и др. штатах после тогомомента, как в Техасе появилась ржавчина, в воздухе не было обнаружено спор последней, что, по заключению авторов, объясняется быстрым рассеиванием их в воздухе.

Подобные полеты впоследствии предпринимались в Мичигане (Cotter, 1931), в восточных штатах (Meier и др., 1933), у нас на Северном Кавказе (Русаков, 1932), в Германии (Hubert, 1932). В последние годы систематические полеты совершаются в Канаде (Ropp и Craigie, 1931).

Помимо микрофлоры воздуха полей, в значительной мере проявлялся интерес к воздушной микрофлоре садов, а также и различных помещений. Кроме отмеченных выше работ по парше яблони, известны исследования по микрофлоре сада Wolf (1910), Schneider-Orelli (1912) и др. Wolf проводил в Небраска исследования по заспоренности воздуха в запущенных и хорошо содержащихся садах. В первых, по его данным, было больше спор. Дождь и снег уменьшают число спор, а ветер увеличивает его. Температура имеет слабое влияние. Таким образом, в саду установлен тот же характер рассеивания спор, что и в поле.

Из работ, относящихся к микрофлоре помещений, следует упомянуть наблюдения Saito (I. с.), Ячевского (I. с.), Schneider-Orelli (1912) и др. По данным Ячевского, в погребах преобладали бактерии и споры плесневых, а также дереворазрушающих грибов (*Penicillium*, *Alternaria*, *Merulius lacrymans*, *Coniophora cerebella*). Schneider Orelli изучал содержимое воздуха в саду и погребе и отметил, что *Penicillium glaucum* более преобладал в погребе, чем в саду, а *Botrytis cinerea* в одинаковой мере в саду и погребе.

Можно было бы привести очень много работ, подобных перечисленным здесь. Считаем, однако, достаточным и того, что здесь сообщено, чтобы представить себе характер большинства фитопатологических работ по воздушной флоре. Имеющаяся литература, однако, этим не исчерпывается и помимо разнообразных наблюдений, учетов и т. п., отмечавших отдельные факты в явлениях распространения болезней воздушными течениями в естественной обстановке, имеются и теоретические исследования, в той или иной мере вскрывающие причины этих явлений. Сюда следует отнести в первую очередь классические исследования Falck и Buller.

Более ранние исследования принадлежат первому автору. Своими тщательно и разносторонне поставленными опытами Falck (1904 и др.) установил наличие самостоятельного рассеивания спор (объектами его работ являлись преимущественно базидиальные) в условиях, где заведомо отсутствовали посторонние воздушные течения. По его данным, споры рассеивались высоко над плодовыми телами более 2 м. Причиной такого самостоятельного рассеивания, как доказал Falck опытами, являются слабые конвекционные токи, создаваемые разницей температур плодового тела и окружающего воздуха, доходившая до 10°С. Им доказано, что "червивые" плоды имеют еще большую температуру, чем неповрежденные, в чем он видел явления как бы симбиотических отношений между грибом и вредителем. Рассеивание Falck установил и для базидиоспор *Gymnosporangium*. По его данным, для рассеивания спор достаточно течения скоростью от 0,05 до 100 мм/сек. Они настолько слабы, что не могут быть наблюдаемы доступными нам методами. В отличие от обычных течений он их называет "температурными течениями" (Temperaturströmungen). В связи с неравномерным распределением температуры такие течения всегда имеют место как в помещениях, так и на открытом воздухе, имея в общем направление снизу вверх. Такие течения вполне достаточно, чтобы перенести споры к тем слоям воздуха, где они подхватываются и разносятся в различных направлениях более мощными потоками воздуха, имеющими преимущественно горизонтальное направление. Falck изучал объем, поверхность и вес спор. Применяя закон Stokes, он установил для самых разнообразных спор скорость падения их, которая очень варирировала в зависимости от типа их. Касаясь нахождения спор в воздухе Falck различает три положения, зависящие от скорости восходящего потока: 1) скорость последнего меньше скорости падения спор; в этом случае споры опускаются вниз; 2) скорость падения меньше скорости восходящего потока; споры поднимаются вверху; 3) обе скорости равны, споры плавают, витают в воздухе. Скорость восходящего потока воздуха, удерживающая споры во взвешенном состоянии, Falck называет "коэффициентом витания" (Schwebewert). Этот последний, как и противоположная ему по знаку, но равная численно скорость падения спор зависят от размеров спор, т. е. от радиуса для шаровидных спор или осей — для эллипсоидальных. Таким образом, по заключению Falck, указанные понятия (скорость падения — витания) дают известную физиологическую оценку спорам, соответственно их форме. На основании полученных им данных Falck разбивает сумчатые и базидиальные грибы на группы соответствующих размерам, скорости витания и пр., устанавливая здесь известные закономерности.

Еще более обстоятельные и всесторонние исследования проводил Buller (1909 и др.). Занимаясь преимущественно базидиальными, Buller изучил явления рассеивания спор, продолжительность его, механизм отчленения спор и условия, способствующие этому, удельный вес спор, скорость падения и многое др.

Применяя боковое освещение, он наблюдал рассеивание спор у гилемомицетов, как в замкнутом пространстве (в стеклянных сосудах), так и в природе (в лесу), подтвердив наблюдения Falck и более ранние Plowright (1880 и др.). Buller установил продолжительность беспрерывного рассеивания спор для одного плодового тела гилемомицетов. Так, по его данным у *Polyporus squamosus* облачка спор выходили из плодового тела в течение 13 дней, у *Schizophyllum commune* и *Polystictus versicolor* — 16 дней и т. п. Он установил, что для отбрасывания и рассеивания спор гилемомицетов имеет значение состояние влажности плодового тела, тогда как влажность воздуха заметного влияния не оказывает. Свет, сила тяжести и температура также не имеют заметного влияния.

Очень обстоятельно Buller изучил скорость падения спор, применяя чрезвычайно тонкие и точные методы. Он установил влияние на скорость падения влажности воздуха: чем суще воздух, тем скорее подсыхают споры при своем падении, тем быстрее они падают (при подсыхании повышается их удельный вес). Такое подсыхание имеет значение для жизнеспособности спор, переносимых воздушными течениями. Применяя способ тяжелых жидкостей (серию растворов CaCl_2 , отличающихся между собой по удельному весу), Buller мог установить для отдельных спор их удельный вес. По его данным он равнялся 1,02 — 1,2 (такие же данные и у Falck). Основываясь на установленных им малых скоростях падения спор и своих наблюдениях за рассеиванием спор, Buller, подобно Falck, приходит к выводу, что для распространения спор не обязательно необходимы сильные воздушные течения (ветер). На открытом воздухе всегда имеют место воздушные течения, могущие рассеивать споры, так что и теория Falck имеет ограниченное значение, например, для поднятия спор кверху среди травы и т. д. Buller придает воздушным течениям большое значение в распространении спор грибов, которые к этому очень приспособлены.

Из более ранних работ, касающихся скорости падения и рассеивания спор, следует указать классические исследования Dingler (1889). Он экспериментально устанавливал скорость падения семян и плодов различных растений, а также спор, в частности спор *Lycoperdon caelatum*. Экспериментальные данные он сравнивал с выведенной им формулой для определения скорости падения, которая оказалась для микроскопических частиц непригодной (для спор *Lycoperdon* она давала преувеличение в 72 раза), ввиду наличия „мертвого“ слоя воздуха вокруг спор, повышающего значительно парусность их. Из позднейших работ этого характера известны исследования McCubbin (1918) Zeeleny и M'Keehan (1909, 1910) и Ukeleberg (1933), установившие скорости падения уредоспор *Cronartium ribicola* (первый автор), спор *Lycopodium*, *Lycoperdon* и *Polytrichum* (Zeeleny и M'Keehan), уредо- и эцидиоспор различных *Puccinia* (последний автор).

В заключение необходимо кратко коснуться работ, относящихся к основному вопросу — дальности распространения инфекции. Этим вопросом интересовались многие исследователи и некоторые из них путем наблюдений и учетов представили, повидимому, достаточно данных для решения этого вопроса в том смысле, что в отдельных случаях инфекция может распространяться на далекие расстояния (Шитикова-Русакова, Русаков, Stakman с сотрудниками, последние работы в Канаде). Из теоретических исследований по этому вопросу следует указать работу Schmidt (1918). Не останавливаясь сейчас подробно на его положениях, так как его работы мы будем неоднократно касаться в дальнейшем, кратко укажем следующее: Schmidt математически расчитал предельные дальности рассеивания определенных количеств спор (и семян), учитывая скорость падения последних, силу ветра, величину перемешивания воздуха (*Grösse des Austausches*) и давление.

Вводя понятие „средняя граница распространения“ (v), т. е. дальности, на которую может рассеяться при определенном состоянии атмосферы 0,01 часть всего количества семян или спор, Schmidt установил колоссальные различия в этом отношении для спор и семян. Так, для спор *Lycoperdon* $v = 470\ 000$ км, для *Lycopodium* — 330 км, для семян *Papaver somniferum* — 0,004 км и т. д.

Приведенные в конце настоящего обзора теоретические исследования во многих случаях являются весьма ценными, давая нам возможность понимать более точно весьма широко распространенные явления распространения болезней растений воздушными течениями, чем то могли бы дать одни наблюдения и учеты. Значение подобных работ станет ясным в дальнейшем изложении.

ГЛАВА I

Отчленяемость спор от субстрата и условия, способствующие этому

Данный вопрос имеет большое значение при изучении явлений распространения воздушными течениями болезней растений. Решение его в отношении того или иного микроорганизма, вызывающего болезнь, устанавливает наличие и степень анемохорности его, что, в свою очередь, в значительной мере определяет характер мероприятий по борьбе с болезнью, а также направление и содержание дальнейших исследований в отношении последней. Поясним это положение двумя крайними случаями: 1) допустим, что данный гриб или, точнее, определенные споры его свободно не отчленяются, будучи заключенными в клейкое вещество, и не попадают в воздух. В этом случае возможность рассеивания спор воздушными течениями устраняется или, по крайней мере, сокращается до минимума. Отсюда следуют практические выводы: производить защитные опрыскивания только вокруг очагов инфекции, причем в узких зонах; дифференцировать отработку фунгисидами по сильно и слабо зараженным участкам; не делать излишнюю изоляцию растений при опытах с инфекционными болезнями, излишне не расширять карантинной зоны и т. д.; 2) споры другого какого-либо гриба свободно пылят и разносятся воздушными течениями в различных направлениях. В этом случае подход к заболеванию уже другой: защитные опрыскивания производить сплошь по данному и соседним массивам, необходима изоляция опытных растений и т. д.

Помимо того, что установлено отсутствие или наличие той или иной степени анемохорности, необходимо в последнем случае знать, когда и при каких условиях споры попадают в воздух. От этого зависит самая организация работ по борьбе. Так, прогноз, очевидно, должен ставиться различно, смотря по тому, пылят ли споры постоянно, начиная с момента их созревания, или активно выбрасываются при наличии определенных условий окружающей среды.

В широкой среде фитопатологов в этом отношении часто имеет место довольно упрощенное представление, основанное на априорных рассуждениях. При рассмотрении вопроса о распространении той или иной болезни ветер почти всегда фигурирует, как фактор рассеивания спор, даже в тех случаях, где такое распространение по крайней мере сомнительно. Такое представление находит себе отражение в литературе, как популярной, так и научной. Для иллюстрации можно привести ряд примеров. Балахонов (1930) в популярной листовке о черном раке говорит ... „В них (т. е. пикниках *Sphaeropsis malorum*, K. C.) развиваются его споры — зародыши, которые в дальнейшем выходят наружу и, разносясь ветром, брызгами дождя ... и т. д. вызывают новое заражение“. Далее, в своей основной работе по этой же болезни (1932) он опять отмечает: „Агентами распространения стилоспор являются ветер, насекомое и человек“... Между тем, имеются другие данные в отношении этого же гриба, более отвечающие, по нашему мнению, действительности. Wolf (1910) не мог выловить из воздуха споры в садах, где преобладала черная гниль; выхождение стилоспор студенистыми нитями противодействует

¹ Здесь условно не принимается во внимание возможность переноса болезней насекомыми и др. агентами. Роль их должна учитываться самостоятельно.

ствует распространению ветром. Против широкого распространения ветром этой болезни говорят данные Walton (см. Heald, 1926). В своих двухлетних работах с *Sphaeropsis malorum* в условиях Средней Волги Лейкам и Овчинникова (1931—1932) установили рассеивание спор только в дождливую погоду (неопубликованные данные). Бондарцев (1931) относительно антракноза тыквенных говорит следующее: „Склероции... развиваются конидиальное плодоношение с массой спор, облеченные клейким веществом. В виду этого, споры легко пристают, как наблюдал это М. Родигин в Поволжье, к брюшку некоторых жуков... Кроме насекомых, огромную роль в распространении болезни играет ветер, который разносит на большие расстояния подсохшие споры“... Указания также весьма сомнительны, хотя сам Родигин (1931) выделял из верхних слоев воздуха возбудителя антракноза. Подобные указания мы встречаем у Бондарцева относительно антракноза винограда и др. Подобных примеров можно много привести.

В большой части случаев мнение о воздухе, как факторе рассеивания спор отвечает действительности, так как грибы, о которых обычно идет речь, действительно являются анемохорными микроорганизмами. В научной литературе, касающейся в той или иной мере данного вопроса, приводятся многочисленные данные о встречаемости в воздухе спор разнообразных грибов. Частично мы эти указания уже приводили выше. Согласно всем имеющимся в этом отношении данным, можно определенно отметить, что число анемохоров очень велико у грибов. Нет, повидимому, ни одной группы, в которой совершенно бы отсутствовали представители анемохоров. Но, с другой стороны, в этих же группах грибов имеются примеры всех переходов от крайних анемохоров (среди *Mucorales* — *Ucor petrinsularis*, *Actinomycor repens*, *Rhizopus nigricans*) до организмов, совершенно неспособных откладывать свои споры в воздух (*Sporodinia*). Точные указания о встречаемости спор в воздухе имеются в отношении пероноспоровых, дрожжей, мучнисторосых, гименомицетов, сферопсидных, меланкониевых, гифомицетов, ржавчинных и др. Наибольшее число наблюдений относится к ржавчинным, головневым, пиреномицетам, гифомицетам и мукоровым. У ржавчинных в воздухе отмечались эцидиоспоры, уредоспоры, базидиоспоры и даже телетоспоры.

Эти сведения касаются только тех случаев, когда споры непосредственно улавливались из воздуха тем или иным методом. Если к этому присоединить наблюдения, касающиеся выбрасываний и распыления спор, то список грибов-анемохоров значительно увеличится. Действительно, состав грибов-анемохоров, повидимому, довольно обширнее, чем то отмечено в литературе, так как многие грибы могли ускользнуть от внимания исследователей в силу методических и др. трудностей.

Для понимания факта встречаемости спор в воздухе и их рассеивания, необходимо знакомство с самим механизмом отчленения спор и условиями, способствующими последнему. Вопросы эти изучались, причем наиболее полно такое изучение относилось к сумчатым и базидиальным грибам. У сумчатых грибов очень широко распространено активное выбрасывание аскоспор, встречаясь у голосумчатых, мучнисторосынных, пиреномицетов и дискомицетов. Ранние указания в этом отношении имеются в работах Pringsheim, Воронина, Wolf, Zopf и многих других, отметивших выбрасывание аскоспор у видов *Sphaeria*, *Erysiphe*, *Sordariaceae* и пр. Из последующих работ известны наблюдения Falck, Buller, Salmon, Mc Millan и многих других, отметивших выбрасывание у *Gyromitra*, *Peziza*, *Ascobolus*, видов *Sphaerotheca*, *Claviceps* и т. д. (Gardner, 1918). Многочисленные наблюдения проводились в отношении *Endothia parasitica* и особенно *Venturia inaequalis* (см. выше), в которых изучался процесс выбрасывания аскоспор и условия, благоприятствующие ему.

Не останавливаясь на процессе выбрасывания, укажем здесь только данные, касающиеся условий, благоприятствующих ему. В силу самого процесса выбрасывания, заключающегося в поглощении сумками воды, разбухании их и сильном выталкивании аскоспор из сумок, выступивших из перитеция, для него необходимо достаточное увлажнение. Это согласовано отмечается всеми авторами, изучавшими

этот процесс у пиреномицетов, напр. у *Endothia parasitica*, *Venturia inaequalis*, *Plowrightia morbosa* и др. В отношении дискомицетов имеются указания, что выбрасыванию аскоспор способствует неожиданная потеря воды (Gardner, 1918). Сообщают, что массовое выбрасывание аскоспор в виде облачков („puffing“) можно вызвать, быстро перенося апотеции из сырого воздуха в сухой. Scott и Auges (1910) отметили, что, когда апотеции *Sclerotinia cinerea* обдувались ветром, то над ними поднимались облачка спор. Buller (1909) указывает, что подобные явления можно вызвать неожиданным движением плодового тела или трением гимения. Подобные явления легко можно наблюдать у различных видов, как напр., у *Geopyxis carbonaria*, видов рр. *Morchella*, *Helvella*, etc.

Играет ли тут какую-либо роль температура? С одной стороны, имеются данные, отрицающие действие ее (в определенных пределах, конечно). Так, у *Venturia inaequalis* выбрасывание может происходить в очень широких границах температуры от +0,5° до +32°C. (Keitt и Jones, 1926). У *Endothia parasitica* выбрасывание аскоспор не происходило при зимних дождях, хотя температура и была достаточна (см. Gardner, 1918). С другой стороны, для той же *Endothia parasitica* Heald и Walton (1914) отмечено влияние температуры на выбрасывание аскоспор. Так, при 3,7°C выбрасывания не было, при 12—17° оно проходило слабо, при 22—26°—обильно, при 37° отмечены следы выбрасывания. О *Guignardia Bidwellii* указывают, что для выбрасывания аскоспор необходима температура в 20°—30°C (см. Gardner, 1918¹). Повидимому, температура все-таки имеет влияние, но в менее выраженной степени. Наиболее важны увлажнение и зрелость аскоспор.

Аскоспоры выбрасываются на известную высоту, что позволяет им в дальнейшем рассеиваться воздушными течениями. Имеются многочисленные указания о высоте выбрасывания. Так, у *Exoascus pruni* аскоспоры отбрасываются на высоту 1 см (De Bary), *Sphaerotheca humuli*—1 см (Salmon, 1907), *Venturia inaequalis* до 5 см (Wiesmann, 1932), у *Ascobolus*—35 см и т. д.

Обширные исследования производились в отношении активного отчленения спор базидиомицетов. Здесь это явление также широко распространено. Изучено оно у гименомицетов и ржавчинных. У последних активное отбрасывание точно установлено для эцидиоспор и базидиоспор. Что касается уредоспор, то в этом случае имеет место, повидимому, простое осыпание спор и слущивание скопившегося порошка ветром. Активное отбрасывание базидиоспор ржавчинных подробно изучены и описаны Buller (1, с.), Dietel (1912), Coops (1912). Отбрасывание эцидиоспор описано Buller для *Puccinia graminis* (1924). Повидимому, оно имеет место и у других видов и родов. Правда, для некоторых, напр. *Cronartium ribicola*, неизвестно точно о наличии или отсутствии активного отбрасывания эцидиоспор (Buller, 1, с.).

Рассеивание спор у гименомицетов изучалось Falck (1904). Самый процесс отбрасывания подробно изучен Buller (1, с.). Что касается головневых, то распыливание хламидоспор происходит пассивно—обычно после нарушения оболочки пораженного органа. В некоторых случаях имеет место активный распыл их в связи с сильным разрывом оболочки пораженных органов. Так, Heald (1913) указывает, что головневые плоды *Oxalis* разрываются с силой и хламидоспоры разбрасываются. Что касается базидиоспор головневых, то здесь, повидимому, также имеет место активное отбрасывание, как это было установлено Buller и Vanterpool (1926) для вторичных конидий *Tilletia tritici*.

Процессы отбрасывания спор у гименомицетов и споридий ржавчинных (и, повидимому, головневых) идентичны. Как указано, они подробно изучены Buller'ом и др. Отбрасывание сводится к отчленению спор с известной силой: благодаря повышенному тurgору в стеригме и споре и взаимному давлению их, место прикрепления споры разрывается и последняя отлетает.

¹ Данные Scribnег и др.

Согласно данным Buller (1909), свет не имеет никакого влияния на отбрасывание и рассеивание базидиоспор гименомицетов. Также не имеет заметного влияния сила тяжести. Отбрасывание спор, как то было установлено у *Polyporus squamosus*, происходит одинаково легко в сухом и влажном воздухе. Важно было для этого, чтобы плодовое тело, в частности пластинки или трубочки, были достаточно влажны. При высушивании плодовых тел отбрасывание и рассеивание спор приостанавливалось, но затем могло при соответствующих условиях возобновиться даже через год, как то было установлено для *Lenzites*, *Polydictus*, *Stereum*, *Merulius* и др. Отбрасывание у некоторых гименомицетов происходило в широких границах температуры от 6° до 30° (смотри по виду). Некоторая задержка в отбрасывании наблюдалась по мере повышения или понижения температуры (l. c.).

В отношении отбрасывания эцидиоспор *Russinia graminis* отмечено, что оно происходит только в воздухе, почти насыщенном влажностью (Buller).

Как и в случае сумчатых, отбрасывание у базидиомицетов происходит с известной силой, заставляющей споры отлетать на некоторое расстояние. Так, эцидиоспоры *R. graminis* отбрасываются в среднем на высоту 4—5 мм (Buller). Базидиоспоры ржавчинных отбрасываются на высоту 0,4—0,85 мм (Dietel, l. c.). У *Gymnosporangium* отбрасывание споридий отмечено на высоту 0,2—0,3 мм (Coons). Что касается гименомицетов, то у *Tremellineae* отмечена высота отбрасывания базидиоспор 0,2—0,65 мм, а у других гименомицетов—0,05—0,2 мм (Buller). Вторичные конидии *Tilletia tritici* отбрасываются на 0,5 мм (Buller и Vantegroo l.).

Отбрасывание, подобное таковому у базидиоспор ржавчинных или базидиоспор гименомицетов, отмечено и у других грибов, напр. у пероноспоровых. Согласно данным Weston (1923), конидиеносцы и конидии *Sclerospora* появляются при наличии влаги на поверхности пораженного органа в течение определенного промежутка времени, причем, по мере роста конидии и повышения тургора в последней и конидиеносце, она с силой отбрасывается. Такое же явление, повидимому, имеет место и у других пероноспоровых. По данным Ніига (1935) конидии *Sclerospora graminicola* отбрасываются вверху до 2—3 мм, причем при 17—18° отбрасывается их в 2 раза больше, чем при 25—26°.

Активное отбрасывание спор очевидно очень широко распространено среди грибов. Повидимому, оно имеет место у отдельных гифомицетов и др. У видов *Botrytis* активное отбрасывание отмечено De Bary (1884), Aderhold (1900). Если активного отбрасывания на известную высоту нет, то во многих случаях имеет простое осыпание спор, распадение и т. д. и затем слувание ветром, как напр. уредоспор ржавчинных, конидий мучнисторосых, конидий *Albugo* и т. д. В некоторых случаях освобождение спор происходит путем разрыва споровместилищ, напр. спорангииев у мукоровых.

В итоге можно отметить, что какие бы процессы ни происходили и какие бы условия этому ни способствовали, в огромном большинстве случаев споры грибов весьма приспособлены к рассеиванию воздушными течениями.

Имеются, однако, исключения, на которых мы остановимся. Известно, что у некоторых грибов (сферопсидных и меланкониевых) споры выступают на поверхность, будучи заключенными в слизистое вещество¹. В этом случае, если споры и могут, очевидно, рассеиваться ветром, то только после растворения дождем слизистого вещества и подсыхания их. Несколько такие споры будут способны вызвать инфекцию, трудно сказать и для решения этого вопроса необходимы точные исследования в отношении каждого отдельного гриба. Что касается рассеивания ветром таких спор вскоре после выходления их наружу слизистой массой, то таковое не должно иметь место, что подтверждается многими данными. Whetzel (1908)

¹ Сюда можно отнести и некоторые бактерии, вызывающие болезни растений, массы которых выступают на поверхность в виде клейкого экссудата (*Bacterium Savastanoi*, *Bact. malvacearum*, *Facillus amylovorus* и др.).

указывает, что споры *Colletotrichum Lindemuthianum* образуются в слизистом веществе, освобождаются в дождевой воде или росе и затем попадают в условия распространения различными путями. Heald (1926) в отношении этого же гриба указывает, что конидии держатся вместе клейким веществом, и ветром они не распространяются. Такие же указания этот автор приводит в отношении *Gloeosporium ribis*, *Gloeosporium malicorticis* (антракноз яблок), *Sphaeropsis malorum* (см. выше). Шитикова-Русакова (1927) сообщает, что споры *Fusarium* ловились в аэроскопе в крайне ничтожном количестве, что она объясняет или недостаточной инфекцией или, что более вероятно, студенистой или восковидной структурой подушечек, мешающей свободному отделению макроконидий и переносу их по воздуху в большом количестве. Ходаковский (1931) опытами и анализами воздуха доказал невозможность распространения по воздуху спор *Colletotrichum lagenarium*.

Правда, в этот отношении имеются отдельные противоположные указания. Так, выше мы приводили данные Родигина о ловле в воздухе спор того же *Colletotrichum lagenarium*. Buggill (1907) указывает на ловлю на стеклах конидий *Glomerella rufomaculans*. Впрочем, споры были мало жизнеспособны. Buggill и Barrett (1909) ловили споры *Diplodia zeae* в значительном количестве на расстоянии 350 ярдов от старого поля, причем такие споры вызывали болезнь. Трудно точно объяснить такие противоречивые данные. Указания Родигина весьма смутные (нет указаний, на какой высоте споры *Coll. lagenarium* улавливались) и, учитывая обстоятельные исследования Ходаковского, эти указания являются по крайней мере сомнительными. Относительно *Glomerella rufomaculans* указывается, что они ловились в воздухе в мало жизнеспособном состоянии. Возможно, рассеивание их имело место после смывания дождем и просушивания. Что касается *Diplodia zeae*, то неясен характер выступления спор из пикнид. Heald (1926) указывает, что „пикноспоры выталкиваются аморфными массами или нитями, которые, повидимому, держатся клейким веществом, легко растворяющимся дождем“. Приняв все это во внимание, можно прийти к такому заключению, что споры разбираемого типа (т. е. выходящие наружу в слизистом веществе), как правило, не рассеиваются ветром, по крайней мере сейчас же после своего появления на поверхности растения.

К числу отчленяющихся каплями воды (а не воздушными течениями) следует отнести и такие спороношения, как конидии *Fusicladium dendriticum*, что было доказано работами Keitt и Jones (1926), Wiesmann (1932) и другими, а также нашими исследованиями в 1930 г.

Таково в основном состояние вопроса. Приступая к работам по данному разделу, мы имели в виду небольшие задачи, решение которых, нам кажется, должно было дать дополнительный материал для более полного понимания разбираемых явлений, для установления здесь известных закономерностей. Конкретно наши задачи по данному разделу работ сводились к следующему: А) проверить для отдельных типов спор, в частности, образующихся слизистыми кучками, отчленяемость их; Б) установить отчленяемость и рассеивание спор слабыми конвекционными токами воздуха; С) отчленяемость спор при различных скоростях горизонтального воздушного потока и Д) отчленяемость их под влиянием падающих капель воды.

A. Способность спор к отчленению

Здесь мы пытались установить следующее: происходит ли отчленение спор и рассеивание их. Самый процесс отчленения, как момент чисто морфологический, нас не интересовал. В этих опытах вариировали возраст культуры гриба, а также характер и степень воздействия того или иного фактора отчленения и рассеивания спор. Вначале остановимся на опытах по свободному отчленению спор и падению их под влиянием силы собственной тяжести.

Методика работ в данном случае заключалась в следующем: стеклянные, олые цилиндры размером около 15×10 см накрывались чашками Петри и стерилизовались. Параллельно приготавливались чистые культуры соответствующего гриба на питательном агаре методом разливок, и чашкой с развивающейся культурой накрывался сверху цилиндр, причем вниз под него подставлялась стерильная чашка с такой же питательной средой (чашка-улавливатель), на которую, в случае отчленения, споры должны сверху падать и давать колонии. Если колонии в течение известного времени не появлялись, то мы считали, что в данном случае отчленение спор не имело места. Для того чтобы установить, влияет ли на отчленяемость возраст культуры, в данных опытах каждый гриб применялся в трех вариантах: 1) опыт ставился на 2-й день после появления спороношений (предварительно производилось исследование под микроскопом); 2) на 5—6-й день после этого и 3) на 10—14-й день. Экспозиция на отчленение и рассеивание спор равнялась 1 суткам каждый раз. Процесс накрывания цилиндров чашками с культурой гриба и пр., в целях большей чистоты опыта, проводился в специальной камере Райлло, сконструированной ею для работы с чистыми культурами. После выдержки в этой камере цилиндров, чашки-улавливатели удалялись из-под цилиндра, накрывались стерильными крышками и в таком виде ставились в термостат. В некоторых случаях в последний ставились целиком цилиндры. Контролем в этих опытах являлись такие же цилиндры, но только без культуры гриба наверху. (Собственно, контроль тут не требовался).

Объектами этих опытов являлись грибы, спороношения которых принадлежат к 2 типам: 1) *Botrytis cinerea*, *Helminthosporium sativum* и *Fusarium moniliforme* (микроконидии). Эти грибы образуют конидии свободно, не будучи заключенными в слизистое вещество. 2) *Colletotrichum lini* и *Fusarium scirpi* var. *acuminatum*. Первый гриб образует споры в виде слизистой массы. Второй дает пионноты, и, кроме того, частично макроконидии образуются на воздушной грибнице.

Результаты этих опытов сведены в табл. 1.

В отношении первой группы ответ получился вполне ясный: во всех случаях споры отчленялись и падали на чашки-улавливатели, где и развивались соответствующие колонии. Что касается второй группы, то определенные результаты получены в отношении *Colletotrichum lini*, который ни в одном случае не дал отчленения спор. Что касается *Fusarium scirpi* v. *acuminatum*, то он во всех случаях показал отчленяемость спор. В одном случае колонии его появились даже в контрольном цилиндре, что могло быть в связи с операциями по накрыванию и открыванию цилиндров в камере Райлло. Эти данные в совокупности с фактом засорения контрольного цилиндра говорили уже о наличии отчленяемости спор этого гриба. Хотя в опытах применялись культуры *Fusarium scirpi* с явно развитыми пионнотами (слизистые споровые пленки), частично наблюдалась воздушная грибница, на которой могли образоваться макроконидии. Это имеет место у данного гриба. Таким образом можно считать вполне естественным отчленение спор у *Fusarium scirpi*, хотя мы и включили его во вторую группу (см. выше). Другое дело с *Colletotrichum lini*, который, подобно другим грибам этого рода (см. выше о *Colletotrichum lagenarium* и *Colletotrichum Lindemuthianum*), не может давать отчленения спор в тех условиях, в каких проводились у нас опыты (споры каплями воды не смывались).

Далее были поставлены с теми же грибами такие опыты: выращивались культуры грибов, как это описано выше, затем в различные сроки после появления их спороношений чашки переносились в камеру Райлло или изоляционную будку, употребляемую при засевах чистых культур, где чашки Петри открывались и в таком виде оставлялись в течение суток. Рядом с ними помещались такие же открытые чашки со стерильной питательной средой (чашки-улавливатели). На каждый гриб в таких опытах применялось по 2 чашки с культурой и по 2 чашки-улавливателя. Задачей опытов являлось: выяснить, могут ли грибы отчленять и рассеивать свое

Таблица

Отклонение и падение спор под влиянием силы тяжести

Гриб	Возраст культуры					
	На 2-й день		На 5—6-й день		На 10—14-й день	
	Цилиндр с куль-турой	Контроль	Цилиндр с куль-турой	Контроль	Цилиндр с куль-турой	Контроль
<i>Botrytis cinerea</i>	На 4-й день сплошные колонии	Отсутствие колоний	На 4-й день много колоний	Отсутствие	На 4-й день много колоний	Отсутствие колоний
<i>Helminthosporium sativum</i>	На 3-й день много	Отсутствие	На 3-й день отдельные колонии	Отсутствие	Через 4 дня много колоний	Отсутствие колоний
<i>Fusarium moniliforme</i>	На 2-й день ед. колонии, затем сплошь	—	На 3-й день много	—	На 3-й день много колоний	—
<i>Fusarium scirpi</i> var. <i>acuminatum</i> .	Через 3 дня не сколько колоний	(Загрязнено) 4 колонии	Через 7 дней 1 колония	Отсутствие колоний	Через 4 дня не сколько колоний	Отсутствие
<i>Colletotrichum lini</i>	Отсутствие колоний	<i>Fusarium</i> Отсутствие колоний	Отсутствие колоний	Отсутствие колоний	Отсутствие колоний	Отсутствие колоний

споры циркулирующими в камере или изоляционной будке воздушными течениями. Если такие рассеивания имеют место, то споры должны оседать на чашки-улавливатели и на них давать соответствующие колонии. Что в камерах и будке циркуляции воздуха имели место, в этом нельзя было сомневаться, поскольку самый процесс открывания чашек, закрывания дверок камеры и будки сопровождался безусловно „воздушениями“ воздуха. Falck (1904), как мы указывали, наблюдал рассеивание спор базидиомицетов в закрытых стеклянных сосудах. Правда, как он доказал, в этом случае имелись конвекционные токи, создаваемые разницей температур плодового тела и окружающего его воздуха. Однако, такие течения воздуха по своей силе были не больше тех, которые имелись в наших опытах. Наша обычная практика ведения чистых культур убеждает в наличии рассеивания спор такими течениями воздуха, когда наши культуры бывают часто загрязнены различными „сорняками“ вроде *Penicillium*, *Mucor* и пр.¹ Для получения большего эффекта грибы *Colletotrichum lini* и *Fusarium moniliforme* испытывались именно в изоляционной камере, где мы создавали явные воздушные потоки, открывая и закрывая резко двери камеры, периодически, по несколько раз. После суточной экспозиции чашки-улавливатели накрывались крышками и помещались в термостат или оставлялись в лаборатории при обычной комнатной температуре, т. е. при тех условиях, в каких проходило выращивание культур грибов для постановки этих опытов.

¹ Загрязнение такими „сорняками“ наблюдалось и в наших, описываемых здесь, опытах.

Возраст культур варьировал: 1) на 2-й день после появления спороношений; 2) на 5—7-й день; 3) на 10—13-й день и 4) на 20—23-й день. Результаты опытов сведены в табл. 2.

Таблица 2

Отчленение и рассеивание спор в условиях камеры при ощущимых воздушных течениях¹

Гриб	Возраст культуры			
	На 2-й день после появле- ния споро- ношений	На 5—7-й день	На 10—13-й день	На 20—23-й день
<i>Botrytis cinerea</i>	Через 4 дня в обеих чашках много колоний	Через 4 дня в обеих чашках много колоний	Через 7 дней в обеих чашках много колоний	Через 3 дня много колоний
<i>Helminthosporium sativum</i> . . .	Отсутствие колоний	Через 13 дней 3 колонии	Отсутствие колоний	Отсутствие колоний
<i>Fusarium moniliforme</i>	Через 4 дня единичные колонии	Через 4 дня несколько колоний	?	Через 3 дня в 2 чашках 5 колоний
<i>Fusarium scirpi</i> var. <i>acuminatum</i>	Через 5 дней 7 колоний	Отсутствие колоний	Отсутствие колоний	Отсутствие колоний
<i>Colletotrichum lini</i>	Отсутствие колоний	Отсутствие колоний	Отсутствие колоний	Отсутствие колоний

Несмотря на то, что опытам мешали „сорняки“ (*Penicillium*, *Mucor*, *Rhizopus*, *Alternaria* и др.), в них удалось установить примерно ту же картину, что и в предыдущих опытах. Так, наиболее „летучим“ грибом, легко отчленяющим свои споры, оказался *Botrytis cinerea* (как и следовало ожидать), который во всех случаях давал сплошные колонии в чашках-улавливателях. Менее выражено вел себя *Fusarium moniliforme*, так как он давал значительно меньше колоний. Чем это объяснить, трудно сказать, тем более, что опыты с этим грибом проходили в условиях более повышенной циркуляции воздуха. Так же слабо проявил себя *Helminthosporium sativum*. Это можно объяснить 2 причинами: 1) более плотной колонией, менее выдающейся кверху, благодаря чему споры в меньшей степени подвергались влиянию циркулирующего воздуха и 2) более слабыми токами последнего, сравнительно с тем, что применялось в отношении *Fusarium moniliforme* и *Colletotrichum lini*. В итоге, очень крупные и тяжелые конидии *Helminthosporium* (см. табл. 1) имели меньше шансов для переноса их по воздуху, что и сказалось в очень слабой проявленности его колоний на чашках-улавливателях. Так же вел себя и *Fusarium scirpi* v. *acuminatum*. Помимо того, что опыт с ним проходил в условиях более слабых воздушных потоков, спороношения у него представляли собой преимущественно пионноты, и это, вместе взятое, также сказалось в более слабой проявленности его колоний на чашках. Наконец, как и в предшествующем опыте, отрицательно проявил себя *Colletotrichum lini*, несмотря на то, что он испытывался в условиях повышенного движения воздуха.

С теми же грибами нами проводились опыты в условиях значительно более повышенных горизонтальных потоков воздуха в специально сконструированной аэродинамической трубе. Последняя представляет собой полый железный цилиндр раз-

¹ Контроль не ставился: считали излишним.

мером $0,45 \times 3$ м, с засасывающей воронкой (рис. 1). Конструкция трубы позволяла использовать ее в вертикальном и горизонтальном положениях. В данном случае труба была расположена горизонтально. Со стороны воронки в трубу помещались открытые чашки с культурой гриба; в трубе же помещались чашки-улавливатели: одна на расстоянии $\frac{3}{4}$ м от культуры гриба, а другая — примерно на 2 метра. С противоположной стороны пускался в ход электрический вентилятор, который засасывал воздух со стороны воронки, увлекая споры с чашек с культурой гриба. Споры должны были осаждаться на чашках-улавливателях. Опыты ставились в двух вариантах: 1) при равномерном воздушном потоке, скоростью от 1,8 до 2,6 м/сек. (одинаковую скорость для всех грибов нельзя было установить) и 2) при тех же основных скоростях, но с порывистым потоком, который создавался многократным периодическим резким открыванием и закрыванием трубы крышкой со стороны

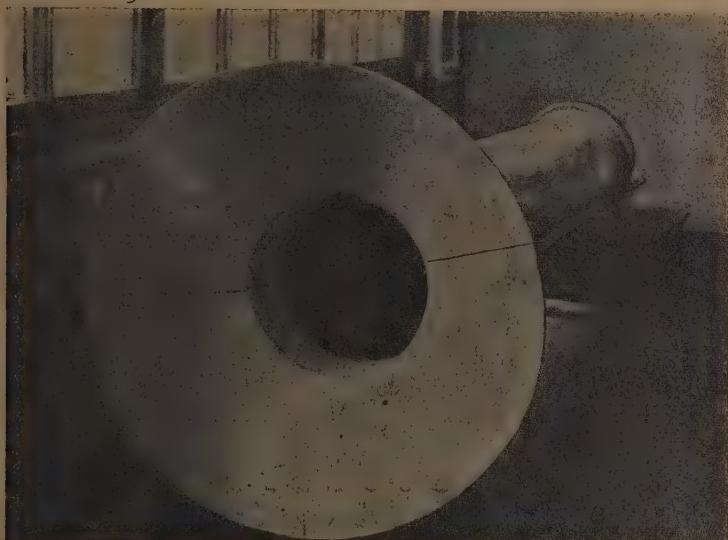


Рис. 1. Аэродинамическая труба, в которой рассеивались споры грибов под действием воздушного потока, создаваемого вентилятором.

засасывающей воронки. В первом случае продувание длилось $\frac{1}{2}$ часа, а затем в течение следующего $\frac{1}{2}$ часа споры должны были осесть на чашки-улавливатели. Во втором случае порывистый поток продолжался 15 минут; на осаждение давалось 30 минут. Задача этих опытов ясна сама по себе. Подготовка материала проводилась обычным путем (как в предшествующих опытах). Возраст вариировал: 1) через 1 день после появления спороношений, 2) через 2 дня, 3) через 3 дня, 4) через 5-6 дней, 5) через 10-14 дней, 6) через 19-22 дня и 7) через 28-33 дня (2 и 3 сроки брались только для *Colletotrichum lini* и *Fusarium moniliforme*). На каждый тип продувания бралось по 2 чашки. Контроля не ставилось, поскольку он являлся излишним. Результаты опытов представлены в табл. 3.

Картина в основном получается та же, что и в предыдущих опытах. Интересно отметить одно явление, выявляемое *Fusarium moniliforme*. В первых опытах, когда выяснилась отчленяемость его спор и падение их вниз под влиянием собственной тяжести, он давал во всех случаях обильное проявление колоний на чашках-улавливателях, немногим уступая в этом отношении *Botrytis cinerea*. В этих первых опытах условия отчленения и рассеивания были, повидимому, более благоприятные: не было действия слабых или сильных воздушных потоков, под-

Отчленяемость спор под действием сильных

Гриб	Возраст					
	Через 1 день		Через 2 дня		Через 3 дня	
	Ровным потоком	Порывами	Ровным потоком	Порывами	Ровным потоком	Порывами
<i>Botrytis cinerea</i>	Сплошные заросли	—	—	—	—	—
<i>Helminthosporium sativum</i>	Отсутствие колоний	—	—	—	—	—
<i>Fusarium moniliforme</i> (микроконидии) .	Забито "сорняками"	Забито "сорняками" (имеются похожие колонии)	Забито "сорняками" (имеются похожие колонии)	Очень похожие колонии	—	—
<i>Fusarium scirpi</i> var. <i>acuminatum</i>	В 1 чашке 1 колония	—	—	—	—	—
<i>Colletotrichum lini</i>	Отсутствие колоний	Отсутствие колоний	Отсутствие колоний	Отсутствие колоний	—	—

сушивающих спороношения. Этот последний момент, т. е. некоторое подсушивание спороношений, что безусловно имело место в дальнейших наших опытах, очевидно, сказывалось неблагоприятно или на самый момент отчленения или на жизнеспособность спор. Скорее будет первое. Во всяком случае такое подсушивание должно было повлиять на результаты дальнейших опытов, в чем мы можем легко убедиться сами. Если посмотреть на данные таблиц 2 и 3, касающиеся *Fusarium moniliforme*, то можно ясно заметить убывание степени проявления колоний гриба по мере того, как в опыте мы вводили все большее действие воздушного потока. В известной мере это сказывалось также и на *Fusarium scirpi* var. *acuminatum*. Не в пример им вел себя *Botrytis cinerea*, который почти всегда неизменно давал сплошные колонии на чашках-улавливателях, будь это в опытах по отчленению спор и падению их в цилиндрах, или в опытах по рассеиванию их в аэродинамической трубе. В чем тут дело, трудно сказать. Очевидно, как мы указали, все дело в механизме отчленения, который, повидимому, различен у этих грибов. Этот вопрос мы не изучали. Де Вагу (1884) наблюдал гигроскопические вращения (закручивание — Torsionen) конидиеносцев *Botrytis cinerea*, благодаря которому конидии, при легком изменении в содержании воды воздуха, отчленяются. Hopkins (1921, по Zimmetgman) провел подобные наблюдения в отношении *Botrytis parasitica*. По данным Adelhold (1900) конидии *Botrytis longibrachiatia* отчленяются, когда конидиеносец тurgescирует при избытке воды. Как было в действительности в нашем случае, трудно сказать: споры могли отчлениться еще до постановки опыта, а затем уже слушаться воздушными течениями.

В итоге всех описанных здесь опытов можно прийти к тому выводу, как это мы и раньше полагали, что не у всех грибов может быть отчленяемость спор под влиянием силы тяжести, активного отбрасывания или воздушных потоков¹, и что имеются типы, споры которых могут отчленяться только при помощи насекомых, падающих капель воды и т. п. У одних грибов, как у *Botrytis cinerea*, споры которых начинают пылить при одном касании субстрата, отчленение осуществимо почти в любых условиях, будь то легкие потоки в камере, сильные порывистые

¹ Мы применяли только грибы из группы гифомицетов и меланкониевых, что тем не менее не меняет такого вывода.

Таблица 3

воздушных потоков в аэродинамической трубе

культуры

Через 5—6 дней		Через 10—14 дней		Через 19—22 дня		Через 28—33 дня	
Ровным потоком	Порывами	Ровным потоком	Порывами	Ровным потоком	Порывами	Ровным потоком	Порывами
Сплошные заросли		Сильные заросли		Немного колоний		Сплошные заросли	
Единичн. колонии	Отсутств. колонии	Отсутствие колоний		В одной чашке одна колония	?	Отсутствие колоний	
Отсутствие колоний		В 2-х чашках несколько колоний		1 колония		Несколько колоний	
Отсутствие колоний		Отсутствие колоний		Отсутствие колоний		Отсутствие колоний	
Отсутствие колоний		Отсутствие колоний		Отсутствие колоний		Отсутствие колоний	

потоки в трубе или падение под влиянием силы тяжести. У других, как *Colletotrichum lini*, отчленяемость спор, наоборот, представляет собой процесс неосуществимый при таких условиях, или по крайней мере весьма трудно осуществимый, так как отчленение их спор не имело места даже при порывистых потоках воздуха. Если тут могло иметь неблагоприятное влияние подсушивания, то уже в цилиндрах, где эти условия устранились, споры все равно не были в состоянии отчленяться и упасть вниз (об этом грибе у нас будет еще речь несколько ниже, в связи с другими опытами). Есть формы, которые хотя и относительно легко отчленяют свои споры, но эта отчленяемость в известных условиях значительно слабее проявлялась. Сюда можно отнести *Helminthosporium sativum* и *Fusarium moniliforme*. Первый хуже отчленял при воздушных потоках, в связи, очевидно, со своей большой „приземистостью“ колоний¹ и большим весом спор. Второй же, как мы высказывали предположение выше, отрицательно относился к подсушиванию. В опытах по отчленению и падению спор оба эти гриба проявили себя в положительном смысле, т. е. колонии их проявились в достаточной мере на чашках-улавливателях. Что касается таких типов, как *Fusarium scirpi v. acutinatum*, то они занимают, по нашему мнению, промежуточное положение, приближаясь, пожалуй, к таким типам, как *Colletotrichum lini*. В отношении этого последнего гриба и ему подобных (куда можно отнести и пионноты *Fusarium*), очевидно, правильными являются те литературные указания, приведенные нами выше, которые отрицают возможность рассеивания спор ветром, допуская передачу их иными путями: смывание дождем и разбрзгивание их с каплями последнего или росы, перенос насекомыми и т. д. В отношении того же самого *Colletotrichum lini* можно привести следующие указания: ... „при отсутствии частых дождей конидии не смываются с семядолей на стебли и, следовательно, поражение стеблей бывает редко. По этим же причинам распространение болезни от одного растения к соседнему задерживается“ (Pethybridge и др., 1922). Подобные указания мы приводили выше в достаточном количестве.

¹ В природе картина может быть иная, так как спороношения его на злаках находятся в более лучших условиях в смысле обдувания ветром.

В. Отчленяемость и рассеивание спор слабыми конвекционными токами

Работами Falck, как нами уже не раз отмечалось, доказана возможность рассеивания спор слабыми воздушными течениями, создаваемыми разницей температур, в частности температур плодового тела гриба и окружающего воздуха. Мы ставили себе задачей установить такое рассеивание спор у грибов, образующих свои спороношения открыто на грибнице (виды гифомицетов, мукоровых и др.).

Методика. Применялись описанные выше стеклянные цилиндры. Цилиндр ставился на открытую чашку Петри с культурой гриба. Внутри цилиндра помещался проволочный штатив высотой в $\frac{3}{4}$ цилиндра. Наверху штатива располагались 2 покровных стекла, смазанные желатин-глицерином, причем оба обращены клейким слоем книзу, одно из них горизонтально, а другое—наклонно, под углом в 70—80°. Сверху цилиндр накрывался чашкой Петри с холодной (водопроводной) водой, прикрытой картоном, от которого вниз под прямым углом отходил щит до $\frac{1}{2}$ цилиндра. С этой стороны нижняя часть цилиндра освещалась электролампой в 100 свечей (рис. 2). Контролем служили: 1) такой же цилиндр с культурой гриба, который внизу не освещался, а сверху не охлаждался. 2) Такой же цилиндр (не освещаемый и не охлаждаемый), накрытый сверху чашкой с культурой гриба. Внизу располагались на крышке чашки, на которой стоял цилиндр, 2 покровных стекла, смазанные желатин-глицерином, клейким слоем кверху. В описанной установке, должно быть следующее: 1) в первом цилиндре, в связи с разницей температур¹ (внизу цилиндр нагревался от лампочки, а сверху он охлаждался водой) должны были возникнуть конвекционные токи, которые должны были отчленять и увлекать с собой кверху споры и осаждать их по пути на клейкую нижнюю поверхность покровных стекол. Чтобы обнаружить предполагаемые токи воздуха, мы бросали в цилиндры тлеющую и дымящуюся вату. Дым явно циркулировал по цилиндуру сверху вниз и обратно. 2) Во втором цилиндре таких конвекционных токов не было или они были значительно меньшей степени; следовательно, в этом случае рассеивания спор не должно быть. 3) Наконец, в третьем цилиндре токи также не должны были иметь места, но зато споры должны были отчленяться и падать вниз под действием силы тяжести.

Для опытов были взяты грибы, легко распыливающие свои споры: *Botrytis cinerea*, *Cunninghamella* sp. и *Aspergillus niger*. Результаты опытов сведены в табл. 4.

Как видно из таблицы 4, споры обнаружены только в третьем цилиндре, где они отчленялись и падали сверху. Рассеивание же их конвенционными токами, не говоря уже о втором цилиндре, не установлено и в первом, где нами, как уже

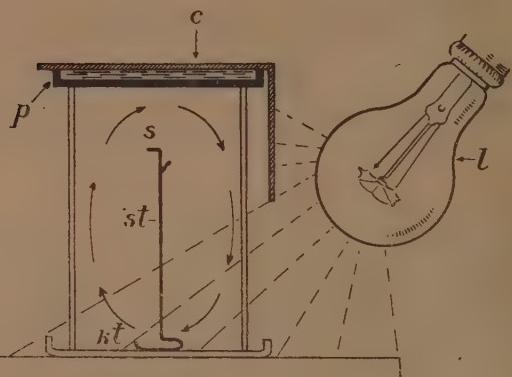


Рис. 2. Схема стеклянного цилиндра, применявшегося при изучении рассеивания спор; *p*—чашка с водой, *c*—картонный щит, *kt*—культура гриба в чашке Петри, *st*—штатив с покровными стеклами (*S*), *l*—электролампа.

¹ Точных измерений температуры не представилось возможным проделать. Разница в температурах была не больше 5°.

1 Точных измерений температуры не представилось возможным проделать. Разница в температурах была не больше 5°.

Таблица 4

Отделение и рассеивание спор конвекционными токами

Гриб	Длительность освещения	Число спор на стеклах					
		Цилиндр 1-й		Цилиндр 2-й		Цилиндр 3-й	
		Гориз. стекло	Наклон. стекло	Гориз. стекло	Наклон. стекло	1-е стекло	2-е стекло
<i>Botrytis cinerea</i> (возраст 12 дней) . . .	5 часов	Споры не обнаружены		Споры не обнаружены		На 2 стеклах 42 споры	
<i>Cunninghamella</i> sp. (9—10 дней) . . .	21,5 часов (с перерывом)	Споры не обнаружены		Споры не обнаружены		На 2 стеклах 58 спор	
<i>Aspergillus niger</i> . . .	5,5 часов	Споры не обнаружены		Споры не обнаружены		—	

было указано выше, было точно установлено наличие конвекционных токов. К сожалению, нельзя было установить их скорости.

Далее нами был проведен опыт в таких же цилиндрах по следующей схеме: 1) цилиндр поставлен на чашку Петри с культурой гриба, сверху накрыт чистой крышкой, внутри штатив с 2-мя покровными стеклами, расположенными так же, как и в предыдущем опыте; 2) цилиндр поставлен на чистую крышку чашки, на которой помещены 2 покровных стекла (см. предыдущий опыт); сверху цилиндр накрыт чашкой с культурой гриба. В таком виде цилиндры оставлены на солнечной стороне, на подоконнике в лаборатории в течение 11 суток. В опыте участвовали грибы: *Botrytis cinerea*, *Monilia sitophila*, *Helminthosporium sativum* и *Cunninghamella* sp. Результаты опыта представлены в табл. 5.

Таблица 5

Рассеивание спор слабыми конвекционными токами

Гриб	Число спор на стеклах			
	1-й цилиндр (культура внизу)		2-й цилиндр (культура наверху)	
	Горизонт. стекло	Наклонное стекло	1-е стекло	2-е стекло
<i>Botrytis cinerea</i> (37-дневная культура) . . .	Отсутствие спор		Масса спор (не поддается подсчету)	
<i>Monilia sitophila</i> (4-дневная культура) . . .	Отсутствие спор		168 спор (повидимому больше)	
<i>Helminthosporium sativum</i> (34-дневная культура) . . .	Отсутствие спор		67 спор	
<i>Cunninghamella</i> sp. (33-дневная культ.)	Отсутствие спор		Масса спор (20—80 в поле зрения)	

Хотя и трудно было расчитывать получить значительные конвекционные токи в этих опытах, в наличии их все-таки нельзя было сомневаться. Тем не менее, как

и в предыдущем опыте, рассеивания спор не было, тогда как отчленение и падение спор сверху установлено было во всех случаях.

В описанных опытах для нас осталась не совсем ясной причина, почему не происходило рассеивание спор: были ли конвекционные токи настолько слабы, что не могли поднять споры сверху или они не были в состоянии отчленить их от спороносцев. Для решения этого мы поставили два небольших опыта следующего характера: в одном случае мы покрывали открытую чашку Петри внутри кружком из черной бумаги и на нее насыпали сухие споры *Monilia sitophila* и *Tilletia tritici*. Сверху цилиндр охлаждался обычным путем (см. стр. 26), а снизу освещался лампой; внутри него штатив с 2 покровными стеклами. Этот опыт дал в отношении *Tilletia* отрицательный результат, т. е. рассеивания спор сверху, уже определенно отчленившихся, также не было; что касается *Monilia sitophila*, то картина получилась неясная: на стеклах попадались единичные споры этого гриба. В другом опыте мы применили три цилиндра, склеенные менделеевской замазкой вместе по своей высоте (общая высота такого составного цилиндра равнялась 45 см). Внизу находились чашки с культурой гриба. Цилиндр ставился над чашкой на деревянных подставках; сверху он был открыт. Сбоку, внизу вся эта система освещалась (и нагревалась) лампой в 150 свечей. Спороношения во время опыта несколько раз встряхивались по поверхности платиновой проволокой в целях отчленения спор и распыла их. В цилиндре восходящий ток имел место, что было установлено дымящейся ватой. Для улавливания спор внутрь цилиндра ставился описанный выше штатив с 2 покровными стеклами (положение их все то же). Кроме того, одно стекло подвешивалось сверху на проволоке, также клейким слоем вниз. Экспозиция опыта—3 часа. Контроль не ставился (надобности не было). В данном опыте участковала культура *Botrytis cinerea*. Результаты и в этом случае были отрицательные: спор на стеклах не было обнаружено. Эти два небольшие опыта, казалось бы, свидетельствовали о том, что имевшие место в цилиндре конвекционные токи были просто не в состоянии поднять сверху споры. С другой стороны, возникал вопрос: не являлись ли приведенные результаты следствием слабого рассеивания спор восходящими токами воздуха, благодаря которому осаждение спор на стеклах было очень незначительное и, при просмотре их под микроскопом, они могли просто ускользнуть от внимания.

Чтобы окончательно разобраться в этом вопросе, мы поставили еще ряд опытов несколько иного характера. Один из этих опытов состоял в следующем. Стерильные стеклянные цилиндры накрывались в стерильных же условиях чашками Петри с питательной средой. Внизу—такие же чашки. В одном из цилиндров производился посев каплей стерилизованной воды со взвесью спор на нижней чашке, а в другом такой же засев производился на верхней чашке. Объектом опытов являлся самый „летучий“ гриб—*Monilia sitophila*.

Расчет был следующий: гриб должен был развить и в том и в другом цилиндре колонию в местах посева (распыла спор в момент закладки опытов не должно было быть, поскольку посев производился каплей). После появления спороношений, они должны были отчлениться и рассеяться в цилиндре и осесть на поверхность агара в чашках-улавливателях, причем в одном цилиндре такие вторичные колонии должны были появиться внизу (споры падают сверху), а в другом—наверху (споры поднимаются снизу). Оба цилиндра стояли все время в термостате при соответствующей температуре. Искусственной циркуляции воздуха в цилиндре, где исходная культура находилась внизу, нами не создавалось, так как излишний нагрев снизу мог отразиться неблагоприятно на самих спороношениях. Тем не менее циркуляция воздуха должна была иметь место (хотя бы очень слабая).

Контролем являлись такие же цилиндры, с той лишь разницей, что вместо чашек с агаром, на которые производился посев гриба в начале опыта, применялись чистые крышки.

Описанные опыты повторялись 3 раза и в каждом случае получались одни и те же результаты: в цилиндре, в котором посев проводился на нижней чашке, раз-

вивалась колония гриба только на последней и споры гриба кверху не рассеивались, по крайней мере на агаре верхней чашки колонии его не проявлялись. В цилиндре, где посев проводился на верхней чашке, на последней развивалась колония гриба¹, причем, через некоторое время внизу появлялись колонии того же гриба, что ясно показывало на происхождение последних от упавших сверху спор. Таким образом и в данном опыте получились отрицательные результаты: споры не рассеивались кверху с нижних колоний. Возможно, что в цилиндре конвекционные токи были очень слабые и не могли поднимать споры кверху. В таком случае и то тепло, которое выделяется грибом (по теории F a l c k) и создаваемая им разница температур также оказались недостаточными для переноса спор кверху. Что здесь дело в слабой мощности конвекционных токов, оказавшейся недостаточной для поднятия спор кверху, в этом не могло быть сомнения: 1) споры *Monilia* легко, вообще, осыпаются в виде порошка, что легко заметить при микроскопическом наблюдении, и на это не требовалось усилий воздушных течений; 2) гриб наверху мог развивать колонии, что видно по второму цилинду.

В дальнейшем мы решили усилить конвекционные токи, в связи с чем был поставлен опыт по следующей схеме: 1) под цилиндр помещалась открытая чашка с культурой гриба, внутрь—штатив с 2 покровными стеклами, смазанными желатином, глицерином, причем, в отличие от прежних опытов, клейкий слой был обращен кверху. Цилиндр накрывался крышкой, в который наливалась вода со льдом (последний 2 раза за время опыта возобновлялся). Вся эта установка помещалась на электроплитку, которая 3 раза включалась на 2 часа каждый раз и в связи с чем цилиндр снизу нагревался. Благодаря этому внутри цилиндра (в нижней его части) температура доходила до +19—21°C. Какова была температура наверху, трудно точно сказать (не было возможности измерить ее внутри). Что касается температуры воды со льдом, то она равнялась +8—10°C. Хотя эти измерения были не точны, все же можно смело допустить, что в этих опытах разница в температурах равнялась не меньше 10—12°. Таким образом внутри создавались сильные токи, что нами было установлено дымом. 2) Точно так же, как и в предыдущем случае, с той лишь разницей, что эта установка искусственно снизу не подогревалась и сверху не охлаждалась, так что тут конвекционные токи должны быть очень слабыми или совсем отсутствовали. 3) В цилиндре культура наверху, а внизу два покровных стекла.

Общая экспозиция каждого опыта равнялась 2 дням. В данных опытах применялись грибы: *Monilia sitophila*, *Botrytis cinerea* и *Colletotrichum lini* (последний взят для окончательного решения вопроса об отчленяемости его спор). Итоги опытов сведены в табл. 6.

Таблица 6
Рассеивание спор конвекционными токами

Г р и б	Среднее число спор на 1 поле зрения					
	I цилиндр ²		II цилиндр		III цилиндр	
	Гориз. стекло	Наклон. стекло	Гориз. стекло	Наклон. стекло	1 стекло	2 стекло
<i>Monilia sitophila</i>	2	15	0	0	23	12
<i>Botrytis cinerea</i>	3	8	един.	един.	2	2
<i>Colletotrichum lini</i> (2 опыта) . . .	0	0	0	0	0	0

¹ Интересно отметить, что грибница длинными нитями свисала сверху до 1/2 цилиндра в виже, напоминая своим видом сталактиты.

² На стеклах этого цилиндра сильно конденсировалась вода, так что споры частично смывались.

В этих опытах почти не было рассеивания в тех цилиндрах, где отсутствовали нагревание снизу и охлаждение сверху.¹ Следовательно, здесь конвекционные токи или отсутствовали совершенно или, если они и были, хотя бы благодаря разнице в температурах от излучения тепла грибом, то сила их была незначительна и сверху они не могли поднять споры. В данном случае клейкая поверхность была расположена сверху, так что условия для осаждения спор были вполне благоприятны. С другой стороны, в этих опытах (цилиндр I) уже ясно обнаружено рассеивание спор конвекционными токами, что дало в результате осаждение их на стекла. Что тут сыграла роль большая сила конвекционных токов (большая сравнительно с прежними опытами), в этом мало сомнений. Если тут стекла склонены клацким слоем располагались сверху, а раньше книзу, то это вряд ли может быть причиной. Однако, чтобы окончательно решить, в чем тут дело, мы поставили последний опыт с *Botrytis cinerea*, в который ввели всевозможные варианты, описанные выше. Конкретно, этот опыт проводился по такой схеме:

I. Цилиндр ставился на чашку с культурой гриба; сверху чашка со льдом и водой; внутри штагив с 2 стеклами. Вся установка на электроплитке:

- a) стекла слоем желатин-глицерина книзу
- b) " " " сверху.

II. В точности так же, как и в I варианте, с той лишь разницей, что цилиндр оставался без нагревания снизу и охлаждения сверху (температура равномерная).

III. Как и в первом варианте, но с той лишь разницей, что охлаждение осуществляло с помощью водопроводной водой, а нагрев снизу — электролампой.

При измерении температуры она оказалась равной внизу (внутри цилиндра) 26° и наверху (воды) 15—20°. Разница тут должна быть также высокой, как и в предыдущем опыте.

IV. Культура гриба наверху. Внизу 2 покровных стекла.

Результаты опытов представлены в табл. 7.

Таблица 7

Рассеивание спор *Botrytis cinerea* конвекционными токами

Повторность	Количество спор на 1 стекле ³													
	1-й цилиндр ²				2-й цилиндр				3-й цилиндр				4-й цилиндр	
	Слой сверху		Слой книзу		Слой сверху		Слой книзу		Слой сверху		Слой книзу		1-е	2-е
	Гориз.	Накл.	Гориз.	Накл.	Гориз.	Накл.	Гориз.	Накл.	Гориз.	Накл.	Гориз.	Накл.	стекло	стекло
1-я	2	1	10	3	0	0	0	0	0	4	0	0	1	0
2-я	3	6	4	7	0	0	0	0	47	38	1	2	3	4
3-я	3	2	11	8	0	8	0	0	2	1	6	19	23	25

Этими опытами уже вполне определено установлено, что рассеивание спор может происходить при наличии достаточных конвекционных токов и что споры могут почти в одинаковой мере осаждаться и на верхней и на нижней поверхности. При этом следует заметить, что рассеивание спор происходило и в третьем цилиндре, что вполне понятно, если принять во внимание относительно высокую разницу в температурах между верхним и нижним слоем воздуха цилиндра (см. выше).

¹ На стеклах во втором цилиндре попадались только единичные споры, *Botrytis*.

² См. сноску к табл. 6.

³ В первой повторности количество спор на 1 поле зрения, в среднем.

На этом наши исследования по данному вопросу закончились. В итоге всех проведенных опытов можно отметить, что для рассеивания спор слабые конвекционные токи вполне достаточны и это совпадает с данными Falck, касающимися рассеивания в таких же замкнутых пространствах спор базидиомицетов. Falck оперировал с плодовыми телами, которые выделяли свое тепло; получалась разница в температурах, которые и создавали конвекционные токи, достаточные для рассеивания спор. В наших опытах участвовали гифомицеты и, частично, мукоевые. Выделение ими тепла, повидимому, должно иметь место, но оно, очевидно, настолько мало, что создаваемые им конвекционные токи не были в состоянии рассеивать споры на такую высоту, как 10—12 см и выше. Только при более мощных конвекционных токах, искусственно создававшихся в цилиндрах, возможно было такое рассеивание спор.

C. Отчленяемость спор при различных скоростях воздушного потока

Данной работой мы имели в виду установить: 1) одинаково ли легко происходит отчленение спор у всех грибов и 2) происходит ли насильственное отчленение под влиянием воздушных течений у тех грибов, которые отбрасывают свои споры активно.

Методика. Опыты проводились в описанной выше аэродинамической трубе, которая также находилась в горизонтальном положении. Со стороны засасывающей воронки в трубу на штативе располагался споровый материал. На обратной стороне, около вентилятора, на трубу надевалась особая проволочная сетка-держатель, на которой размещалось пять предметных стекол, смазанных желатин-глицерином, клейким слоем в сторону спорового материала. Одно стекло помещалось в центре сечения трубы, а 4 остальных—на концах взаимно-перпендикулярных диаметров трубы, из которых один шел вертикально, а другой—горизонтально. В отдельных опытах, кроме того, помещалось 6-е стекло, в трубе, на расстоянии примерно 15—20 см от спорового материала, слоем желатин-глицерина кверху. Объектами опытов являлись или естественно-зараженные части растений (колосящая пшеницы с пыльной головней, листья ее с уредоспорами *Puccinia triticina* и т. д.) или, в подавляющем числе случаев, культуры того или иного гриба на стерильных колосьях пшеницы. Возраст культуры, в смысле влияния его на отчленяемость, нами не изучался здесь. Для опытов брались хорошо развитые культуры, где имелись в большом достатке спороношения (последнее перед опытом проверялось микроскопически, если возникали сомнения на этот счет).

Субстрат (листья, колосья) вставлялся в пробирки и последние размещались на штативе. Создаваемые электроприводом воздушные потоки увлекали споры и осаждали их на стекла. Скорость постоянного потока вариировалась от 0,36 до 3,37 м/с. путем удаления или приближения вентилятора к трубе. Каждый гриб продувался при определенном ряде скоростей потока, которые, к сожалению, нельзя было выдержать одними и теми же для всех испытываемых грибов. Продолжительность каждого продувания равнялась 30 минутам. Кроме того, каждый гриб подвергался порывистым потокам воздуха (см. стр. 23). После опыта производился сплошной подсчет спор на площади покровного стекла, накрывающего в середине предметное. Методика подсчета применялась та, которая введена Н. Наумовым и описана в работах Шитиковой-Русаковой. Результаты опытов представлены в табл. 8.

Необходимо обратить внимание на следующее обстоятельство: в некоторых опытах, как это видно в таблице 8, по мере возрастания скорости воздушного потока в трубе, уменьшалось количество спор, оседавших на стеклах (см. №№ 5, 6, 9). Объясняется это тем, что при первых продуваниях (при более низких скоростях потока) споровый материал истощался, а это отражалось на осаждаемости спор при дальнейших продуваниях. Могла тут иметь место также неравномерность осаждения спор на стеклах. С другой стороны, для данных опытов применялся материал весьма неравнозначенный для каждого гриба в смысле количества спор. На основании всех этих соображений нельзя непосредственно сравни-

Таблица 8

Отчленяемость спор при различных скоростях воздушного потока

Гриб	Среднее число спор на 1 стекло												
	Скорости воздушного потока в м/сек.												
	0,36 0,50	0,51 0,75	0,76 1,00	1,01 1,25	1,26 1,50	1,51 1,75	1,76 2,00	2,01 2,25	2,26 2,50	2,51 2,75	2,76 3,00	3,01 3,25	3,26 3,37
1. <i>Monilia sitophila</i> (55-дн. культура)	—	53	> 49 ¹	—	—	—	—	—	—	> 21 ¹	—	—	> 1087 ¹
2. <i>Ustilago tritici</i>	—	9	100	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1096
3. <i>Ustilago utriculosa</i>	—	3	—	—	18	—	—	—	—	—	—	262	—
4. <i>Puccinia triticina</i> (II)	—	0,2	—	1,3	—	—	—	—	—	—	—	—	64
5. <i>Helminthosporium sativum</i>	—	0,2	—	—	0,8	3,0	—	—	—	—	—	—	5
6. <i>Botrytis cinerea</i> (33-дн. культура)	—	0,2	—	—	0,8	3,0	—	—	—	—	—	—	—
7. <i>Puccinia coronifera</i> (I).	—	0	0	4	—	—	27	—	—	—	—	—	47
8. <i>Puccinia Pringsheimiana</i> (I).	—	?	?	—	—	0	1,3	—	—	—	—	—	19
9. <i>Cunninghamella</i> sp. (50-дн. культура)	?	—	?	—	—	0,6	—	0,3	—	—	—	—	20
10. <i>Phytophthora infestans</i> (50-дн. культура клуб. картоф.)	—	0	—	0	—	—	—	0	—	—	—	—	0
11. <i>Fusarium culmorum</i> var. <i>letteius</i> (18-дн. культура)	—	—	?	—	—	—	?	—	—	—	—	—	0

вать грибы между собой по представленным в таблице цифрам. Здесь можно только установить, когда грибы, т. е. при каких скоростях, начинают распылять свои споры.

При взгляде на таблицу можно выделить сразу две группы грибов: 1-я группа, представители которой легко пылят свои споры (№№ 1—9) и 2-я — грибы, которые в данных условиях не распыляют свои споры. Первая группа сама по себе не вызывает сомнений в отношении полученных результатов: как и следовало ранее предполагать, эти грибы должны распылять свои споры. Правда, мы не интересовались в данном случае, происходило ли тут отчленение непосредственно под действием ветра, или предварительно должно было состояться активное отчленение и осыпание спор на поверхность пораженного органа и затем уже слущивание под действием ветра. Такое явление вполне можно допустить для эцидиоспор *Puccinia coronifera* и *P. Pringsheimiana* (по аналогии с отбрасыванием эцидиоспор *P. graminis*, описанным Buller'ом). Как бы то ни было, рассеивание спор под действием ветра тут налицо. Сказать точно, при каких скоростях ветра начинают распыляться споры данного гриба, очень трудно; подавляющее большинство

¹ Нельзя было точно подсчитать.

² Стекла не просматривались.

их начинало пылить уже при первых продуваниях. Имелось бы место распыление их при меньших скоростях, чем те, которые участвовали в данных опытах? Для некоторых грибов должен быть утвердительный ответ, напр. *Monilia sitophila* и *Borytis cinerea*, которые рассеивали свои споры в цилиндрах, благодаря конвекционным токам (см. стр. 29). Такую возможность легко можно предположить для *Ustilago tritici*, *Ustilago utriculosa*, *Cunninghamella* sp., *Puccinia triticina* и с некоторой натяжкой для *Helminthosporium sativum* (последний распылял свои споры в камере, см. табл. 2). Что касается эцидиоспор *Puccinia coronifera* и *P. Pringsheimiana*, то они себя вели более стойко в отношении распыляемости спор под действием ветра. Так, первый гриб, при скорости потока 0,31 м/с., а второй при 1,59 м/сек. еще не распыляли свои споры. Это последнее обстоятельство, как нам кажется, говорит за то, что, помимо активного отбрасывания, отчленение эцидиоспор возможно также при ветре известной силы.

По мере увеличения скорости потока отчленяемость спор у этой группы грибов также увеличивается. Особенно это заметно для порывистых потоков, которые, несмотря на предшествующие продувания, резко повышали количество распыляемых спор. Следовательно, как и можно было ожидать, сильные, порывистые ветры (а это явление обычно) не только могут далеко разносить споры, но еще и в большом количестве. Последнее же обстоятельство имеет очень большое значение в явлениях распространения инфекционных болезней на далекие расстояния.

Теперь несколько остановимся на второй группе грибов *Fusarium culmorum* var. *leteius* и *Phytophthora infestans*, давших в условиях наших опытов отрицательные результаты. Для *Fusarium culmorum* последнее объясняется в данном случае возрастом культуры: мы применяли 18-дневную культуру гриба на стерильных колосьях пшеницы, где к тому времени образовались сплошные споронохии, отчленяемость от которых конидий трудно осуществима. Если и было единичное отчленение, то оно могло остаться незамеченным. Правда, тут может возникнуть вопрос: не являлось ли отсутствие рассеивания спор этого гриба следствием подсушивания субстрата при продувании, тем более, что стекла первых продуваний нами не рассматривались? Для выяснения этого вопроса приведем данные опыта, проведенного еще раз с этим грибом по такой схеме (употреблялась 25-дневная культура на колосьях): 1) перед опытом колосья увлажнялись водой из пульверизатора; 2) колосья после первого продувания просохли; 3) продувание на следующий день тех же колосьев, оставшихся в трубе раскрытыми и 4) продувание тогда же при порывистом потоке. Ни в одном из этих опытов мы не могли найти на стеклах конидий, хотя они на колосьях и присутствовали в громадных количествах, как то было установлено микроскопически. В данном случае имелись крупные макро-конидии, которые не могли остаться незамеченными на стеклах. Таким образом, в отношении этого гриба, по крайней мере в отношении данного типа его спороношений, можно отметить отсутствие отчленяемости спор при равномерном потоке скоростью 1,97 м/с., а также и при порывистом потоке.

Что касается *Phytophthora infestans*, то в данном случае вопрос обстоит сложнее. Выше мы указывали, что у переносящих споры имеет место активное отчленение спор (см. стр. 18). Повидимому, оно существует и у *Phytophthora*. Таким образом, полученные здесь данные нельзя рассматривать, как отрицающие совершенно возможность отчленения конидий. Отсутствие на стеклах конидий мы объясняем подсушиванием спороношений под влиянием ветра, так что активное отчленение, которое бывает в условиях увлажнения спороносцев, в данном случае не могло быть. Насильственное же отчленение, очевидно, в данных условиях тоже не имело места. Возможно тут сказалась бедность спорового материала (мы применяли культуру гриба на ломтях картофеля), так что единичные конидии, если и отчленялись, могли и не попасть на клейкую поверхность предметного стекла. В целях решения вопроса о рассеивании конидий *Phytophthora infestans* мы поставили в 1933 г. наблюдения на опытном участке ВИЗРа (на Елагином острове). Заключились они в следующем: утром, когда на листьях картофеля имелась роса, под

больными кустами и среди них размещались на земле по 3 предметных стекла, смазанных желатин-глицерином, примерно на $2\frac{1}{2}$ —3 часа. После этого производились подсчеты осевших конидий. Результаты представлены в табл. 9.

Таблица 9
Рассеивание конидий *Phytophthora infestans*

Дата наблюдения	Среднее количество спор на 1 покровное стекло	
	Под кустами	Среди кустов
26 августа	185	268
28 "	83	5
9 сентября	21	4

Полученные данные определенно указывают на рассеивание конидий *Ph. infestans*. Происходило ли тут активное отбрасывание, по данным наблюдениям ничего сказать нельзя. Чтобы более или менее ответить на этот вопрос, на том же участке мы поставили такие наблюдения: под больными кустами и между таковыми на земле размещали предметные стекла, которые, начиная с утра, менялись через каждые $2\frac{1}{2}$ —3 часа. Расчет был следующий: если конидии отчленяются активно, при условии увлажнения поверхности листьев, как то было установлено Weston'ом для *Sclerospora*, то, после высыхания росы, рассеивание и осаждение конидий на стеклах должно уменьшаться, особенно под кустами, где они по случаю большого спокойствия воздуха должны осесть скорее.

Таблица 10
Рассеивание конидий *Phytophthora infestans* во времени

Дата наблюдения	Среднее число спор на 1 покровное стекло					
	I		II		III	
	Под кустами	Среди кустов	Под кустами	Среди кустов	Под кустами	Среди кустов
29 августа	83	5	11	5	22	3
9 сентября	21	4	7	2	2	3

Сроки экспозиции стекол:

23 августа	9 сентября
I . . . 10 ч. — 13 ч.	9.15 — 11.45
II . . . 18 " — 16 "	11.50 — 14.20
III . . . 16 " — 19 "	14.25 — 16.55

Если сравнить данные улова спор, представленные в табл. 10, то становится ясным уменьшение осаждаемости спор под кустами, как мы и предполагали. Что касается пространств воздуха среди кустов, то там еще продолжали рассеиваться споры, поскольку среди кустов должны быть более оживленные воздушные течения. Результаты описанных наблюдений дают указания в положительном смысле, т. е. споры отчленяются и именно при условии увлажнения листьев.

D. Отчленяемость спор падающими каплями воды

Выше мы указывали, что некоторые типы спороношений не отчленяют свои споры ни активно, ни под действием воздушных течений. Нашиими опытами для отдельных типов это было подтверждено. Имеются указания, что подобные споры или бактерии разбрасываются с падающими каплями дождя, росы. Faulwetter (1917) установил экспериментально, что подобные капли, падая с известной высоты, отскакивают и, будучи увлечены ветром, могут переноситься в пределах участка на значительные расстояния. Так, по его данным, капли, при скорости ветра в 10 миль/час, могут отскакивать до 18 футов и более. Естественно, что с подобными каплями увлекаются и бактерии или споры грибов, когда капли падают на пораженные участки. Чтобы показать, насколько в действительности такие капли могут увлекать с собой споры, мы поставили такие опыты: стерилизованные колосья пшеницы, с хорошо развившимися колониями гриба, мы „обстреливали“ сверху падающими каплями воды, отскакивающие брызги которых мы улавливали на чистых предметных стеклах, находящихся от колосьев на расстоянии примерно 20—25 см. В опытах применялись *Fusarium culmorum* v. *leteius* (18-дневная культура, с хорошо развитыми спородохиями), *Fusarium moniliforme* (23-дневная культура) и *Phytophthora infestans* (культура на ломтях картофеля). При просмотре стекол, на которых оказались капли воды, всегда в последних присутствовали споры. В опыте с *Fusarium moniliforme* в каплях было так много микроконидий, что их попросту нельзя было подсчитать. В опыте с *Fusarium culmorum* было также много конидий: на ближайших к колосьям стеклах в поле зрения попадалась 25—30 макроконидий. Значительно меньше встречалось конидий *Phytophthora infestans* (2—5 конидий в поле зрения), что объясняется бедностью в отношении спор самого подопытного материала.

Данные опыта таким образом подтвердили возможность отчленения спор таким путем и рассеивания их при сильном ветре по участку. Это имеет также большое значение, как то отмечено Faulwetter'ом и др. авторами в отношении *Bacterium malvacearum*.

В итоге постановки всех описанных в данном разделе нашей работы опытов мы можем притти к следующим выводам.

1. Спороношения грибов можно разбить на две основные группы: а) свободно отчленяющие свои споры в воздухе под влиянием воздушных течений, активного отбрасывания или силы тяжести и б) не отчленяющие свои споры свободно.

2. Первая группа включает в себе, повидимому, подавляющее число типов спор. Одни из них очень легко распыляются при слабых воздушных течениях или под влиянием силы тяжести. Другие же, активно отбрасываясь в определенных условиях, не всегда поддаются отчленению воздушными течениями. Правда, в отдельных случаях, отбросившись от спороносцев и осыпавшись на субстрат, они в дальнейшем легко сдуваются ветром, создавая впечатление постоянно и легко пылящих спор (эцидиоспоры ржавчинных, возможно конидии *Botrytis* и др.).

3. Отчленение спор второй группы не имеет места под влиянием перечисленных факторов. В данном случае роль воздушных течений проявляется косвенным путем, действуя совместно с каплями дождя: падающие капли отчленяют споры и, будучи при отскакивании увлечены ветром, переносятся на значительное расстояние по участку. Сюда относятся *Colletotrichum lini*, спородохии и пионноты *Fusarium* (из тех грибов, которые нами испытывались) и им подобные.

4. Чем сильнее ветер, тем больше отчленяется спор и тем, следовательно, больше спор может рассеиваться воздушными течениями.

5. Возраст культуры, повидимому, не имеет значения на отчленяемость спор. Важно состояние зрелости спор.

6. Слабые конвекционные токи способны рассеивать споры гифомицетов, но, повидимому, в каждом случае необходима все-таки определенная мощность этих

токов. Самостоятельного излучения колониями изучающихся грибов тепла (если оно имеет место) мало, чтобы создать конвекционные токи, способные рассеивать споры.

На основании полученных нами данных и имеющихся литературных материалов мы сделали попытку дать примерную биологическую классификацию типов спороношений с точки зрения способности их отчленяться:

А. Споры отчленяются самостоятельно или воздушными течениями; обычные засорители воздуха.

И. Споры свободно отчленяются по созреванию, стрыв их от субстрата осуществляется воздушными течениями; тем сильнее ветер, тем больше их отчленяется, тем больше их попадает в воздух и соответственно больше разносится; такие споры в период возникновения спороношений на растениях почти постоянно присутствуют в воздухе. Пример: большинство головневых, уредоспоры ржавчинных, конидии мучнистых росых, гяд мукоровых, многие гифомицеты и др.

II. Споры по созреванию отчленяются активно в определенных условиях влажности:

а) Влажность окружающего воздуха имеет свое влияние; необходима влажность плодового тела; такие споры должны присутствовать в воздухе также почти постоянно, пока не иссякнут их запасы в плодовых телах. Пример: базидиоспоры гименомицетов.

б) Необходимо увлажнение субстрата:

1) Увлажнение в любое время, поскольку споры зрелые. Такие споры бывают в воздухе во время и вскоре после дожда. Примеры: пиревомицеты, мучнисторосые (сумчатая стадия), базидиоспоры ржавчинных и пр.

2) Увлажнение, приуроченное к определенным периодам суток (ночь — утро). Такие споры находятся в воздухе ограниченное время, недалеко от своих источников. Пример: пероноспоровые.

В. Споры отчленяются при содействии воды (капель ложня, росы и т. д.) и др. агентов (но не ветра и не в силу активного отбрасывания). Попадают в воздух в дождливую погоду, в пределах ограниченных зон. Примеры: многие мелкоячеистые, отдельные типы спороношений гифомицетов (спородохии и пионюты *Fusarium*), отдельные типы сферопсиднь и т. д.

ГЛАВА II

Дальность механического переноса спор воздушными течениями (Основные определяющие моменты)

Выше мы указывали, что в решении основного вопроса изучаемых нами явлений — дальности распространения воздушными течениями инфекционных болезней растений — имеет значение дальность механического переноса инфекционных частиц. В этом отношении обычно принимают, как нечто неоспоримое, что споры распространяются далеко (как далеко — редко кто точно указывает), или же начинают непосредственно вычислять вероятную дальность переноса спор, принимая во внимание скорость падения их в спокойном воздухе, высоту их отчленения и силу ветра. Сматывая по объекту, различные авторы указывают различную дальность переноса (несколько км, десятки км и т. д.). Всякие препятствия или, наоборот, способствующие переносу факторы почти не учитываются, или учитываются, но в весьма общей форме. Исключение из этого составляет работа Schmidt'a (1918), о которой мы уже упоминали. Не останавливаясь пока на отдельных деталях ее, о чем у нас будет речь в следующем разделе, мы отметим только, что Schmidt вывел формулу для определения дальности рассеивания любой части данного количества спор (семян), в которой должны учитываться сила ветра, давление, величина турбулентности и скорость падения спор в спокойном воздухе. Формула имеет вид:

$$F = \frac{v}{c^2} \cdot \frac{A}{\zeta} \cdot \eta,$$

где: v — скорость ветра в м/с. (он принимает ее в среднем равной 10 м/с.).

c — падения спор в см/с.

A — величина перемешивания воздуха (в среднем он ее принимает равной 20).

ζ — давление при 0° на уровне моря.

η — величина, зависящая от той части спор, дальность рассеивания которой хотят определить; для 0,7 она = 0,595, для 0,01 = 1,163 и т. д.
 F — дальность рассеивания в метрах.

Автор вводит понятие „средняя граница распространения“ (v), т. е. граница распространения 0,01 любого количества семян и спор. Эта граница (как и F) обратно пропорциональна квадрату скорости падения спор. Данная формула позволяет сравнивать между собой споры различных грибов по способности их к дальнему рассеиванию, а также оценивать запас инфекций, в смысле дальности его действия, на основании скорости падения спор. В этом заключается основное значение скорости падения их.

A. Скорость падения спор

Существуют разнообразные теоретические и эмпирические методы для определения скорости падения спор. Из первых известны формула Dingle'a (1889) и Stokes'a (1851). Dingle' определял скорость падения семян, плодов и спор по коэффициенту парусности. Формула его имеет вид:

$$v = \sqrt{\frac{2 \cdot gw}{\eta \cdot f} \cdot z}$$

где: v — скорость падения им/сек.

w — вес споры (семян) в мг.

g — ускорение силы тяжести (в мм).

η — вес единицы объема воздуха (= 0,001293).

f — горизонтальная проекция падающей частицы (мм^2).

z — коэффициент, равный для шаровидных частиц 0,5.

Для мельчайших частиц данная формула, как мы указывали выше, непригодна: установлена она для крупных частиц (семян, плодов). Наоборот, вполне пригодна для этой цели формула Stokes'a, которая была установлена применительно к мелким частицам. Она имеет вид:

$$v = \frac{2}{9} \cdot \frac{\rho - \delta}{\mu} \cdot g \cdot a^2$$

где: v — окончательная скорость падения, ставшая равномерной, в см/сек.

ρ — удельный вес споры.

δ — удельный вес среды (в данном случае воздуха).

g — ускорение силы тяжести в см.

a — радиус падающей частицы в см.

μ — вязкость среды (для воздуха она = $1,8 \cdot 10^{-4}$).

Формула Stokes'a проверялась различными исследователями в отношении спор. Zelepuy и M'Keehan (1909 и 1910) проверяли на спорах *Lycopodium*, *Lycopercodon* и *Polytrichum* и некоторых искусственных частиц. По их данным эта формула дает для не вполне шаровидных частиц (спор) преувеличение скорости падения, устанавливаемой эмпирически, до $1\frac{1}{2}$ — 2 раз. Причину этого они не могли точно объяснить. Buller (1909 и дальнейшие работы) подробно изучал скорость падения спор и его данные оказались сначала, наоборот, превышающими эмпирические до 50%. Впоследствии (1924) он выяснил причину этого расхождения и пришел к выводу о пригодности закона Stokes'a. Millikan (цитируем по Buller) показал, что последний верен для частиц с диаметром до 10 μ . Для более мелких необходима поправка на атмосферное давление. В итоге формула имеет вид:

$$v = \frac{2}{9} \cdot \frac{\rho - \delta}{\mu} \cdot g \cdot a^2 \left(1 + \frac{b}{pa} \right),$$

где: p — давление газовой среды.

b — константа, которая равна $6,25 \times 10^{-4}$, когда r измеряется в см ртутного столба.

Buller применял эту поправку к своим эмпирическим данным и получил соответствие последних с теоретическими. Falck также применял закон Stokes в своих работах. Приняв удельный вес спор = 1,2, он упростил формулу до следующего вида: $v = 144 \cdot 10^{-4} r^3$ см/сек. (r в μ). На основании эмпирически установленных скоростей падения эллипсоидальных спор, он преобразовал для последних формулу в таком виде:

$$v = \frac{2}{9} \cdot \frac{s \cdot g}{\zeta} \cdot \sqrt[3]{a \cdot b \sqrt[3]{b^2}}$$

где: s — удельный вес спор.

g — ускорение силы тяжести;

ζ — вязкость воздуха,

a и b — полуоси эллипса оида вращения.

Приведенные формулы пригодны для определения скоростей падения шарообразных и эллипсоидальных спор. Поскольку последние имеют разнообразную форму и зачастую снабжены придатками, то скорость падения таковых необходимо устанавливать эмпирически. В литературе описаны различные способы определения скорости падения спор — Dingler, Buller, Zeleny и M'Keehan, McCubbin, Ukkelberg и др. Кратко остановимся на некоторых из них. Наиболее тонкий и точный метод определения скорости падения спор употреблял Buller (1909). Закладывая кусочек пластинки шляпочного гриба в компрессор, он под микроскопом наблюдал непосредственно падение отдельной споры и, отмечая при помощи сложного приспособления время, устанавливал скорость падения. Как мы указывали, его данные почти полностью совпадают с теоретическими, и это одно уже говорит о точности применяемого метода. К сожалению, последний очень сложный и пригоден для измерения скорости падения спор в момент, следующий непосредственно за отчленением их. Для порошкообразных спор (головня и т. д.) более применимы методы Dingler, Zeleny и M'Keehan, McCubbin и Ukkelberg. Остановимся подробнее на последнем, который, по нашему мнению, является наиболее доступным и довольно точным. Ukkelberg (1933) применял металлический цилиндр высотой 1,83 м и шириной 15,2 см. Сверху споры распыливались из опылителя для борьбы с насекомыми, чем достигался хороший распыл их. Внизу споры улавливались на стекла, смазанные вазелином. Стекла вставлялись в специальную линейку, передвигающуюся внизу через определенные промежутки времени. Такой метод он применял для порошкообразных масс уредоспор. Для эцидиоспор, порошкообразные массы которых трудно было достать, Ukkelberg применял иной способ, заключающийся в следующем: стеклянный цилиндр 60 см высоты и около 5 см ширины закрывался плотно сверху и снизу стеклянным кружком. Наверху внутрь вставлялся лист барбариса с эцидиями. Снизу цилиндр вдоль своей оси равномерно освещался. Эцидиоспоры, отчленяясь, падали вниз, причем их можно было наблюдать в проходящем свете. Наблюдая за полетом каждой в отдельности споры и отмечая соответственно время, автор устанавливал скорость падения ее. Согласно его данным мы имеем такие скорости падения (в мм/сек.):

	Уредоспоры	Эцидиоспоры
<i>Puccinia graminis f. tritici</i>	11,57	10,56
" <i>f. secalis</i>	10,58	10,20
<i>P. coronata</i>	10,00	—
<i>P. triticina</i>	12,62	—

Намечая подобные работы, мы имели в виду установить в основном следующее: насколько разнятся между собой границы рассеивания спор, резко отличающихся между собой величиной и формой, и имеют ли эти отличия практическое значение. Кроме того, нами предполагалось установить зависимость скорости паде-

ния от величины и формы спор. Однако, поскольку нам трудно было подобрать разнообразные типы сухих спор, нам по последнему вопросу пришлось очень мало работать. Имея в виду поставленные задачи, мы старались применять в опытах разнообразные формы: *Helminthosporium sativum*, *Tilletia tritici*, *Puccinia triticina* (II), *Monilia sitophila*, *Ustilago tritici*, *Bovista plumbea*, *Lycoperdon piriforme*, отличающиеся между собой по форме (эллипсоидальные, шарообразные), весу и величине и наличием придатков (*Bovista plumbea*). Для сравнения взяты были также споры *Lycopodium clavatum*. Во всех случаях применялись воздушно-сухие массы споры, просеянные через мелкое сито (25 ячеек на 1 кв. мм). Определение скорости падения проводилось примерно по способу Ukkelberg'a. Сводилось оно к следующему: аэродинамическая труба, о которой говорили выше, устанавливалась вертикально; воронка снималась и труба плотно прикрывалась сверху крышкой, а снизу привинчивалась к деревянному штативу (рис. 3). На последнем по оси трубы имеется квадратное отверстие. Несколько отступая от верхней поверхности штатива, в специально вырезанное отверстие в него вставляется длинная линейка с 20 маленькими квадратными камерами, в последних помещались по одному покровные стекла (20 × 20 мм), смазанные желатин-глицерином. По специальным знакам на линейке можно было точно знать, какое именно стекло находится в данный момент под отверстием, через которое должны оседать падающие сверху споры. Сбоку трубы через отверстие вставляется пробка, через которую проходит металлический стержень. На последнем прикреплена металлическая коробка, открытая сверху, в которую до начала опыта насыпаются споры. Коробка через наружный конец стержня быстро переворачивается и споры высыпаются вниз. Время это замечают на часах и затем через известные промежутки времени линейка передвигается, так что каждое стекло экспонируется строго определенное время. Экспозиция была неодинакова для различных стекол. Как правило, в начале и в конце опыта она была значительно короче, чем в середине. Кроме того, в зависимости от гриба, колебалась общая продолжительность опыта. Приведем пример.

Общая высота падения спор в трубе — 3020 мм. После опыта подсчитывались на стеклах споры, а затем производились соответствующие вычисления. Рассуждения при этом были таковы: если с момента выбрасывания спор стекло № 3 экспонировалось в течение $\frac{1}{2}$ м. (*Helminthosporium*), то споры, осевшие на него, должны были пролететь весь путь в 3020 мм не более, как в 30 сек., т. е. со скоростью 100,6 мм/сек.; если стекло № 4 экспонировалось в течение следующих $\frac{1}{2}$ м., то споры, осевшие на него, должны пролететь тот же путь не более, как в 60 сек., т. е. со скоростью 50,3 мм/сек. и т. д. Поскольку, однако, неизвестно, когда именно оседали споры на данное стекло (в начале его экспозиции, в конце и т. д.), — естественно принимать середину каждой экспозиции, т. е. для стекла № 3 — $\frac{1}{4}$ м. или 15 сек., для стекла № 4 — $\frac{3}{4}$ м. или 45 сек. и т. д. Так поступал и Ukkelberg. Таким образом получается, что споры, осевшие на стекло № 3¹ (в случае *Helminthosporium*), падали со скоростью 201,3 мм/сек., на стекло № 4 — 69,3 мм/сек. и т. д. Самое вычисление скорости падения проводилось таким обра-



Рис. 3. Труба, применявшаяся для изучения скорости падения спор (см. объяснения в тексте).

¹ На первых стеклах (№№ 3, 4 и др.) далеко не всегда бывали споры.

Гриб	Экспозиция в минутах																			Продолжительность падения в мин.
	№№ стекло																			
	3 ¹	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20		
<i>Helminthosporium sarivum</i>	1/2	1/2	1/2	1/2	1/2	1	1	1	1	1	2	2	2	1	1	1	1	1	18	
<i>Lycoperdon piri-forme</i>	1 1/2	2	3	3	5	5	10	10	15	15	10	10	5	5	3	3	2	2	110	

зом: подсчитывалось количество спор на каждом стекле, это количество представлялось в виде процента относительно всех спор, осевших на стекла в течение опыта, процент умножался на соответствующую каждому стеклу скорость падения, все суммировалось и делилось на 100. Возникал тут вопрос: какие споры считать? В наших опытах на первых стеклах всегда бывали комплексы спор совместно с единичными. Комплексы продолжали встречаться и на дальнейших стеклах. Следуя способу Ukkelberg'a, необходимо было бы учитывать только единичные споры, независимо от того, на каких они стеклах встречаются. В наших опытах это, однако, было неправильным, поскольку неизвестно точно происхождение единичных спор, встречавшихся на первых стеклах: падали ли они все время в одиночку или же отчленялись при самом падении. Что это вполне возможно, видно из табл. 11, где нами приведены скорости падения, вычисленные по группам спор, по единичным спорам и по всем сразу, независимо от комплексности их.

Таблица 11
Скорость падения масс спор

Объект	Скорость падения в см/сек		
	Вычисленная по единичным спорам	Вычисленная по группам спор	Вычисленная по всем спорам, независимо от комплексности
<i>Lycopodium clavatum</i>	9,84	10,28	13,17
<i>Helminthosporium sativum</i>	17,44	17,76	18,30
<i>Tilletia tritici</i>	2,80	2,88	2,97
<i>Puccinia triticina</i> (II)	3,12	6,70	9,18
<i>Monilia sitophila</i>	1,74	1,72	1,78
<i>Ustilago tritici</i>	3,58	3,69	3,97
<i>Bovista plumbea</i>	7,65	7,74	8,43
<i>Lycoperdon piri-forme</i>	2,63	2,61	2,57

На основании полученных цифр определено устанавливается, что единичные споры в массе своей отчленялись от комплексов в пути или при ударе о поверхность стекла. Иначе трудно объяснить такие явления: 1) почти полное совпадение скорости падения единичных спор и комплексов их и 2) совпадение скорости падения спор, резко различных по величине, напр. *Ustilago tritici* и *Puccinia triticina* или даже превышение скорости падения мелких спор, как *Bovista plumbea*, над скоростью падения крупных спор, как *Puccinia triticina* и *Tilletia tritici*.

¹ Стекла №№ 1 и 2 были контрольными.

Отсюда следовало бы учитывать единичные споры на тех только стеклах, на которых отсутствовали какие бы то ни было комплексы. Строго говоря, и это было бы совсем правильным, так как небольшие комплексы из 2—5 спор могли получаться от оседания по соседству единичных спор. Поэтому правильнее учитывать единичные споры на тех стеклах, на которых не встречались большие комплексы их. В наших опытах мы брали те стекла, на которых были комплексы не более, как из 5 спор¹ и на них учитывали только единичные споры.

Применив этот метод, мы получили скорость падения спор, представленную в табл. 12. На последней, для сравнения, мы приводим размеры спор, их вес и скорости падения, вычисленные по формуле Stokes'a, приняв в последнем случае для упрощения удельный вес, равный 1,2 для всех спор.

Таблица 12

Скорость падения единичных спор (в см/с.)

О бъект	Размеры в р. (ширина)	Вес 1 споры в микромил- лиграмммах ²	Скорость падения по Stokes'y	Эмпириче- ская скорость
<i>Lycopodium clavatum</i>	34	24 683	4,16	2,14
<i>Helminthosporium sativum</i>	68/24	24 598	2,93	2,78
<i>Tilletia tritici</i>	17	3 085	1,04	1,41
<i>Puccinia triticina</i> (II)	22,4	7 058	1,80	1,26
<i>Monilia sitophila</i>	8,5	386	0,26	0,16
<i>Ustilago tritici</i>	6,4	165	0,14	0,07
<i>Bovist plumbea</i>	5,6	169	—	0,24
<i>Lycoperdon piriforme</i>	4,2	46	0,06	0,05

Если сравнивать наши эмпирические данные с теоретическими, то везде имеет место преуменьшение первых, за исключением *Tilletia tritici*. В некоторых случаях преуменьшение получилось почти в 2 раза, как у *Lycopodium clavatum* и *Ustilago tritici*. Для *Lycopodium* такое преуменьшение мы объясняем формой спор его: при вычислении скорости она приравнивалась к шару, тогда как в действительности они имеют форму тетраэдра. Последний должен уже значительно сильнее „парусить“, т. е. медленнее падать, чем шар. В опытах Зелену и М'Кеен (I. c.) скорость падения спор *Lycopodium* (вид?) получилась также преуменьшенней почти в 2 раза.

У спор *Ustilago tritici* получилось также преуменьшение скорости в 2 раза. Значительное преуменьшение имеет место у *Monilia sitophila*, а также и у *Puccinia triticina*.

С другой стороны, для *Tilletia tritici* получилось превышение скорости падения на 26%. Все эти отклонения можно объяснить целым рядом причин: 1) неправильность поверхности спор, повышающей их парусность, как например у *Monilia sitophila*, 2) формой спор, отличающейся от шара, по которому проводились теоретические вычисления скорости, напр. у уредоспор *Puccinia triticina*, 3) различием удельного веса спор (мы всегда принимали равным 1,2) и 4) до известной степени неизбежными ошибками опыта. Имеются скорости, которые почти совпадают с теоретическими, как у *Helminthosporium sativum*, *Lycoperdon piriforme*. Для *Bovista plumbea* трудно было дать такое сравнение, поскольку споры этого гриба снабжены придатком. Скорость падения, установленная нами для уредоспор *Puccinia triticina*, почти полностью совпадает с данными Уккельберга.

¹ В комплексах, имевших больше 5 спор, мы обычно не учитывали число отдельных спор.

² Понятие микромиллиграмм введено проф. Н. А. Наумовым (1931—1934).

Все это, вместе взятое, позволяет считать полученные нами данные приближающими к действительности. Скорее наши данные являются несколько преуменьшенными, что обусловливается самим методом обработки, в которой мы учитывали единичные споры, встречающиеся на тех стеклах, на которых отсутствовали комплексы спор больше 5. Тем не менее мы полагаем, что полученные данные определенно свидетельствуют о том, что значительная часть спор данного гриба падает именно с той скоростью, как она нами установлена, и эти скорости вполне пригодны для сравнения между собой грибов.

Скорости падения спор различных грибов очень разнятся между собой, начиная от больших—2,8 см/сек, и кончая очень маленькими—0,05 см/сек. Естественно, что такие споры должны резко различаться между собой по дальности рассеивания. Выше мы указывали на понятие „средняя граница распространения“ спор или семян (Schmidt). Пользуясь установленными нами экспериментально скоростями падения, даем следующие „средние границы распространения“ спор (табл. 13).

Таблица 13
Границы распространения спор

Гриб	Границы распространения в км	
	V	2V
<i>Helminthosporium sativum</i>	132	264
<i>Tilletia tritici</i>	512	1 024
<i>Puccinia triticina</i> (уредоспоры)	641	1 282
<i>Monilia sitophila</i>	39 756	—
<i>Ustilago tritici</i>	207 706	—
<i>Bovista plumbea</i>	17 669	—
<i>Lycoperdon piriforme</i>	407 105	—

Для таких грибов, как *Monilia sitophila*, *Ustilago tritici*, *Bovista plumbea* и *Lycoperdon piriforme*, средние границы распространения колоссально велики и хотя они между собой разнятся значительно, практическое значение их одинаково. Для более крупных спор разница в распространении становится несколько существеннее. Если мы возьмем удвоенные границы распространения (2V), которые по Schmidt'у редко превышаются, то разница становится значительно менее существенной и между такими спорами, как *Puc. triticina*, *Tilletia tritici* и до некоторой степени *Helminthosporium*. В последнем случае, правда, дальность распространения становится более ограниченной. Таким образом, на основании всех представленных здесь данных, выходит, что дальность механического переноса спор, по крайней мере одиночных, очень велика, и этот момент сам по себе, конечно, не может служить препятствием для распространения болезни. В этом отношении совершенно прав Укkelберг, когда он, на основании фактов нахождения уредоспор ржавчинных на большой высоте (данные Stakman и др., 1923), скорости падения спор и силы ветра, определяет дальность переноса таких спор в 1500—2000 км. Другой вопрос — количество переносимых спор. Об этом вопросе у нас будет речь ниже.

В. Витание спор

Витание спор есть явление, когда они находятся в воздухе во взвешенном состоянии („витают“, плавают). Выше мы уже останавливались на работах Falck'a, который под коэффициентом витания (Schwebewert) считает ту скорость

восходящего потока воздуха (= скорости падения спор), которая заставляет последние плавать в воздухе. Принимая во внимание малые скорости падения спор, можно представить себе, насколько легко споры рассеиваются и поднимаются кверху. Чтобы продемонстрировать самый процесс витания спор при малых скоростях воздушных течений и, с другой стороны, проверить полученные данные по скоростям падения, нами были поставлены специальные опыты, в которых применялись все те же объекты (исключая *Puccinia triticina* и *Lycopodium clavatum*).

В данной работе мы применяли прибор, названный нами „споростат“. Он состоит из двух больших стеклянных бутылей емкостью 16—17 литров каждая, соединенных между собой резиновой трубкой через имеющиеся у них внизу тубусы. Одна бутыль помещалась на возвышении, примерно на высоте 100 см от второй бутыли. Последняя закрывалась плотно сверху резиновой пробкой, через которую проходила стеклянная трубка диаметром в 27,6 мм (внутри). Последняя, как и пробка, была залита парафином, во избежание утечки воздуха через щели во время опыта. Трубка внутри была закопчена сажей, причем в верхней части ее были оставлены чистыми 3 „окошечка“. Два из них друг против друга (по диаметру трубки), размером примерно 2×2 см, а третье (смотровое окошечко), перпендикулярно данному диаметру трубки, такого же размера. Через первые два окошечка пропускался свет от специальной лампы, а через третье производились наблюдения в проходящем свете за рассеиванием спор в трубке. Споры высевались через мелкое сито (см. выше) сверху в трубку. Нижняя бутыль была отградуирована. В верхнюю бутыль наливалась вода, которая выпускалась через резиновую трубку в нижнюю бутыль, причем скорость вытекания воды можно было регулировать винтовым зажимом на трубке (рис. 4). Поступающая в нижнюю бутыль вода вытесняла оттуда через верхнюю широкую трубку воздух. Зная сечение этой трубки и скорость поступления воды в бутыль, что отмечалось секундомером, можно было установить скорость вытекания воздуха через верхнюю трубку. Наблюдая в проходящем свете за рассеиванием спор в верхней части последней, можно было по желанию установить такую скорость вытекающего воздуха, при которой споры плавают или увлекаются кверху¹. Этую скорость мы называем скоростью витания.

В наших опытах рассеивались не только единичные споры, но преимущественно комплексы их. В проходящем свете нельзя было отличить единичные споры от комплексов, почему пришлось ограничиться в этих опытах определением скорости витания.

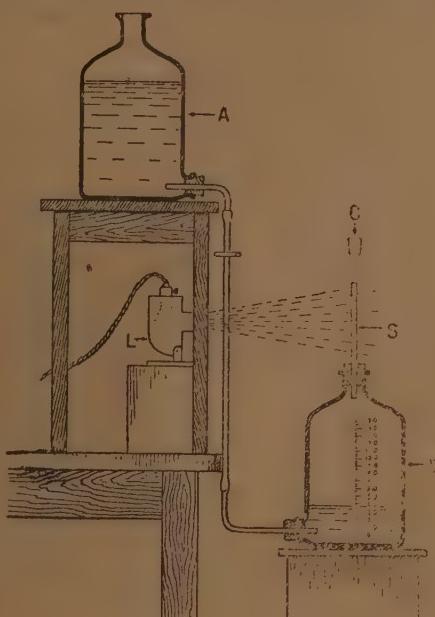


Рис. 4. „Споростат“ (схема). A—бутыль, из которой вода вытекала вниз через резиновую трубку; B—бутыль, в которую вода поступала из верхней бутыли, вытесняя воздух через стеклянную трубку S; L—лампа, освещавшая трубку S; C—сито, через которое высевалась сухая масса спор в стеклянную трубку S.

¹ После нескольких попыток построить прибор с механической подачей воздуха мы остановились по мысли Н. А. Наумова на двух сообщающихся сосудах.

ния масс спор, среди которых в подавляющем числе были, конечно, комплексы их. С другой стороны, в виду разнохарактерности в составе спор (единичные споры и комплексы их разнообразной величины), трудно было установить какую-то одну скорость витания для всех спор, наблюдавшихся в проходящем свете; в каждый данный момент известная часть спор стремилась кверху, другая—вниз и, наконец, часть их плавала в воздухе. Поэтому большинство своих наблюдений за витанием спор мы относили к тому моменту, когда довольно заметное большинство спор (главная масса их) начинала слегка увлекаться кверху. Таких наблюдений для каждого гриба проделано по 100—120, так что полученные данные вполне характеризуют собой те скорости восходящего потока воздуха, при которых споры в массе своей начинают слегка увлекаться кверху. Эти данные представлены в табл. 14.

Таблица 14
Скорость витания¹ спор (см/сек.)

Гриб	Скорость витания		
	Скорость витания массы спор	Максимальная скорость витания	Минимальная скорость витания
<i>Helminthosporium sativum</i>	3,8	6,43	0,70
<i>Tilletia tritici</i>	4,18	7,6	0,62
<i>Monilia sitophila</i>	1,07	2,61	0,20
<i>Ustilago tritici</i>	3,8	6,43	0,51
<i>Bovista plumbea</i>	2,26	6,97	0,33
<i>Lycoperdon piriforme</i>	2,57	6,97	0,25

Как можно видеть в таблице, скорость массового витания спор относительно высокая даже для мелких спор. В отдельных случаях скорость витания мелких спор (*Ustilago tritici*) близка к таковой круглых спор (*Tilletia tritici*) или даже равна ей (*Helminthosporium sativum*). Объяснить это легко, если принять во внимание, что рассеивание комплексов, которое в большинстве случаев и имело место, по отдельным типам спор не должно было отличаться по скорости витания, поскольку комплексы не зависят прямо от величины слагаемых их спор и часто могут быть одинаковы по своей абсолютной величине. Если сравнить скорости массового витания спор со скоростями падения групп спор (см. табл. 11), то в последнем случае по отдельным грибам они приближаются к первым (*Lycoperdon*, *Ustilago*, *Monilia*). Для некоторых спор (*Helminthosporium*, *Tilletia*, *Bovista*) скорость падения групп спор значительно выше скорости массового витания спор.

Вспомним, что в опытах по витанию спор последние рассеивались через мелкое сито, тогда как в опытах по определению скорости падения они выбрасывались кучкой, при этом в первом случае должны быть менее объемистые комплексы спор, чем во втором. Этим последним и объясняется указанное расхождение в скоростях витания и падения.

Описанными здесь опытами нам не удалось установить скорость витания единичных спор. Тем не менее полученные данные дают нам ясное представление о скоростях воздушного потока, при которых масса спор того или иного гриба (а в природе часто распыляются комплексы спор) легко поднимается кверху. Даже если взять полное поднятие спор кверху, независимо от величины комплексов их, то оно

¹ „Витание“ здесь берется условно, поскольку мы наблюдали момент легкого поднятия спор кверху. Следовательно, представленные в таблице скорости несколько выше скорости витания.

возможно при таких, в сущности, весьма незначительных скоростях, как 6—8 см/сек., которые в природе почти всегда имеют место. Если восходящие воздушные течения могут вызывать шелест листьев на дереве, как то отмечает Подгайский (1933), то о мельчайших частицах, каковыми являются споры, не может быть и речи. Те восходящие потоки воздуха, которые мы создавали в трубке споростата и которые могли увлекать кверху споровые массы, являются совершенно неощущимы. Мы, напр., прикрепляли к краю тонкую полоску бумаги и она в этом случае оставалась совершенно без видимых колебаний. Вполне ясно, таким образом, что споры грибов могут подниматься на большие высоты, как это было установлено рядом авторов (см. обзор литературы). Это подтверждается и теоретическими расчетами Schmidt'a (см. его формулу на стр. 49). В связи с этим дальность механического переноса спор колоссально увеличивается.

В итоге обсуждения результатов, полученных по данному разделу работ, можно притти к следующим основным выводам:

1. Скорость падения спор значительно вариирует в зависимости от размеров их.

2. Для поднятия кверху споровых масс достаточны незначительные восходящие потоки воздуха скоростью в $2\frac{1}{2}$ — $4\frac{1}{2}$ см/сек.

3. Споры, в виду своей чрезвычайной легкости, должны свободно подниматься на большие высоты и оттуда распространяться воздушными течениями на далекие расстояния.

4. Дальность механического рассеивания спор огромна. Хотя она по отдельным типам спор и вариирует значительно, практически имеется мало разницы в дальности рассеивания воздушными течениями единичных спор.

ГЛАВА III

Рассеивание спор в пространстве

Для заражения растения какой-либо болезнью, проявления ее и дальнейшего развития, помимо определенных условий окружающей среды, необходимо наличие определенного количества инфекции. Положение это бесспорно и вряд ли может вызвать какие-либо возражения. Это известно каждому, кто имеет дело с инфекционными болезнями. Так же известно, что чем больше количество инфекции, тем более шансов, при всех прочих равных условиях, для заражения растений, и тем большего развития, следовательно, достигает болезнь. С одной стороны, большую роль в данном явлении играет жизнеспособность спор. Она ограничена, и в каждый данный момент никогда не может быть такого случая, чтобы каждая спора, попавшая в самые благоприятные условия прорастания и инфекции, могла бы последнюю вызвать. С другой стороны, условия прорастания спор, осевших на растения, и инфекции последних очень вариируют, начиная от самых идеальных и кончая совершенно непригодными, когда жизнеспособная спора бывает не в состоянии вызвать инфекцию (росток споры не мог достигнуть устьица, от которого она села далеко, нет капельки воды в пределах данного микроскопического участка растения, где спора находится и т. д.). Наконец, чрезвычайно часто спора просто не попадает туда, куда бы ей следовало попасть и в дальнейшем "без пользы" погибает (осела на землю, в воду, на непоражаемое растение или непоражаемые части и т. д.). В итоге вероятность оседания каждой споры на соответствующее место и в соответствующие условия, где бы она вызвала инфекцию, колоссально понижается. Логическим же выводом отсюда является то положение, которое мы выставили в начале этой главы.

Данное положение находит себе отражение в практической и научной работе. Взять хотя бы аппробацию посевного зерна, когда, на основании той или иной степени загрязненности его спорами головни, устанавливают — производить ли проправливание зерна или не производить, пускать ли на посев или на другие надоб-

ности и т. д. И не только в отношении головни. Dickson (1923) указывает, что в опытах с *Gibberella* при заражении суспензией, с различным содержанием спор, получились у него различные степени развития болезни. Так, при заражении суспензией с навеской в 13 000 спор в 1 кб. см он получал 17% больных семян и 7% больных проростков, при заражении суспензией в 65 000 спор соответственно получалось заболевание в 21 и 13%, при суспензии в 325 000 — 28 и 15%, и, наконец, при 1 625 000 спор — 45 и 21%. Федотова (1928) указывает в отношении *Plasmodiophora brassicae* следующее: . . . "при заражении же черной (почвы) количеством 200 000 спор на один куб. см почвы никакого эффекта не получится и лишь только при внесении 8 000 000 спор на 1 кб. см почвы получается заражение, исчисляемое в 6,4%". В последнее время Федоринчик (1935) установил опытами, что при нагрузке не менее 300 000 спор *Plasmodiophora brassicae* на 1 кв. см почвы балл поражения доходит до 4; при нагрузке до 100 тысяч балл доходит до 3, при 10 тыс. он равен 2, ниже 10 тысяч балл равен 1. Подобных примеров можно привести много. Вспомним хотя бы технику искусственного заражения растений, когда приходится, с целью получения эффектного результата, оперировать с массой спор.

Приведенных соображений и фактических данных будет достаточно, чтобы признать значение количества инфекции для возникновения болезни. При этом принципиально совершенно неважно, что является источником инфекции — почва, семена или воздух. Следовательно, количество инфекции в воздухе должно также иметь значение в явлении распространения болезней.

Выше нами неоднократно отмечалось, что наибольший практический интерес во всех изучаемых нами явлениях представляет собой вопрос о дальности распространения инфекции. Поскольку сама инфекция зависит от количества инфекционного начала, то наибольший практический интерес представляет собой вопрос, какое количество инфекции может в данных условиях переноситься на то или иное расстояние от источника ее, или на каком расстоянии мы можем ожидать данное количество ее. Иными словами, возникает вопрос — в какой степени рассеивается инфекционное начало и какова закономерность этого рассеивания.

Что инфекционное начало, после отчленения от субстрата и по мере переноса его воздушными течениями в том или ином направлении рассеивается в пространстве, постепенно уменьшаясь в количестве, в этом вряд ли могут у кого-либо возникнуть сомнения. Что это в действительности имеет место, можно доказать многочисленными фактическими данными, приводимыми в литературе. В этом отношении много было проявлено интереса различными исследователями. С одной стороны, имеются достоверные данные, свидетельствующие о рассеивании самих спор, например уредо- и эцидиоспор. Cottier (1931), проводивший исследования микофлоры воздуха при полетах на аэроплане, сообщает, что больше эцидиоспор ловилось над теми участками, где изобиловал барбарис, и меньше в тех местностях, где барбариса было мало или где его кусты росли рассеянно. Над Мичиганским озером ловилось меньше спор, чем над сушей в той же местности. Gassner (1916) указывает, что уредоспоры *Russinia coronifera* в среднем на 1 стекло попадались на расстоянии 5 метров от двоянного поля в количестве 3,4 шт., на расстоянии 100 метров — 1,8 спор и на 670 м — 1,9 спор. Lambert (1929) сообщает данные Christensen и Craigie, согласно которым осаждаемость эцидиоспор *Russinia graminis* уменьшалась по мере удаления от сильно зараженных кустов барбариса, а именно: на расстоянии 3 ф. от кустов осело за 20 часов на 1 стекло 160 000 спор, на расстоянии 6 ф. — 33 000 спор, на 23 ярда — 210 спор и т. д. Stakman, Непгу и др. (1923) вылавливали споры ржавчинных и других грибов на аэроплане, причем на высоте 2000 ф. над участком, где были заросли барбариса, осело 6 эцидиоспор *Russ. graminis* на стеклах, смазанных вазелином, и 6 на стеклах с желатин-глицерином; на той же высоте, но в отделении на 10 миль от кустов — соответственно 4 и 5 спор, 15 миль — 2 эцидиоспоры и 25 миль — 1 и 0 эцидиоспор.

Выше мы приводили указания этих авторов (см. стр. 12) о рассеивании спор в воздухе; так, они не могли ловить в воздухе споры ржавчины в Небраска и др. штатах уже после того, как ржавчина появилась в Техасе. Следовательно, при переносе спор ветром из Техаса они настолько рассеялись, что уже не могли быть улавливаемы в Небраска.

Имеются данные и по другим грибам. Heald и др., много работавшие с *Endothia parasitica*, отметили следующее уменьшение количества аскоспор этого гриба по мере удаления от больных каштанов: на расстоянии 27 фут. в минуту на 1 кв. фут осело 24,07 аскоспор, на 85 фут. 12,52 споры, на 180 фут. 6,51, на 266 фут 7,51 спор, на 404 фут. 9,3 спор, на 414 фут. 8,71 спор.

Weston (1923), изучавший *Sclerospora* на Филиппинских островах, также отмечал уменьшение числа оседавших конидий по мере удаления от больного растения чашек с агаром, на которых он ловил конидии. По его данным, в пределах 8—10 футов чашки были обильно покрыты конидиями, на расстоянии 20—30 футов попадалось много конидий, тогда как на расстоянии 50, 60 и 80 фут. конидии встречались в небольшом количестве (к сожалению, он не приводит цифр).

С другой стороны, имеются косвенные указания о рассеивании спор. Эти указания довольно многочисленны и касаются, в основном, вопроса о снижении степени заболеваемости растений по мере удаления их от источников инфекции. Больше всего таких указаний имеется в отношении ржавчины. Уже самые сообщения, встречающиеся неоднократно в литературе, в различных зонах действия кустов барбариса, крушины, смородины, и т. д., свидетельствуют о рассеивании инфекционного начала¹. Lambert (1929) приводит указания, что при обследовании полей, расположенных около 175 сильно зараженных кустов барбариса, впервые ржавчина была обнаружена в пределах немного более 1½ мили. Stakman, Melander и Fletcher (1930) приводят радиус действия одного куста барбариса в долинах рек от 10 до 20 миль. Filler (1924) указывает, что при средних полевых условиях дистанция действия смородины в отношении распространения ржавчины сосны не превышает 900 футов.

Подобных указаний можно много привести. Сказать, что тут имела значение только жизнеспособность спор, нельзя; невероятно допустить окончательную потерю жизнеспособности эцидиоспорами, когда они должны перелететь расстояние в 3—5 км при слабом ветре скоростью хотя бы 3 м/с., на что требуется 15—30 минут.

Если мы обратимся к фактическим данным, касающимся степени убывания зараженности растений по мере удаленности от источника инфекций, то выставленное выше положение о рассеивании инфекционного начала получит еще больше подтверждения. Bartholomew (1912), а также Jones и Bartholomew (1915) отметили уменьшение зараженности яблоневых насаждений, различно удаленных от зарослей можжевельника. Так, по данным Bartholomew, в саду, расположенному около зарослей можжевельника, неопрысканные яблони имели пораженность листьев ржавчиной, равной 53,9—72,5% при количестве пятен на 1 листе от 1 до 138; в насаждении, удаленном от можжевельника на ¼ мили, зараженность равнялась 55,2—55,7%, при количестве пятен на 1 листе от 1 до 33, и на расстоянии ½ мили зараженность доходила до 3—10%, с количеством пятен от 5,6 до 7,3². Подобные данные приводятся Jones и Bartholomew (l. c.).

¹ Известно много законодательных актов в различных странах, устанавливающих зоны искоренения промежуточных хозяев.

² Интересно отметить, что в первом саду опрыскиваемые деревья имели зараженность, равную 3,3—16,1% с количеством пятен на 1 листе от 1 до 36, т. е. почти такое поражение, какое имели неопрысканные яблони в 3-м саду. (Заржение опрысканных в последнем саду было равно 0—5,6%).

Грушевской (1929) приводит такие данные по уменьшению зараженности овса корончатой ржавчиной, по мере удаления от крушины:

Средний балл поражения овса *Puccinia coronifera* и средний процент отмерших листьев

Но № деления	Отношение делянок к крушине	Ярусы листьев											
		Средний балл поражения						% отмерших листьев					
		1	2	3	4	5	6	1	2	3	4	5	6
А. Учет 3/VII в стадии начала выбрасывания метелки													
1	Непосредственное соседство	0,18	0,38	1,44	2,28	2,9	3,2	0	0	0	0	12,0	82,0
2	10 сажень вдоль опушки леса	0,1	0,12	0,2	1,48	2,05	1,75	0	0	0	0	20,0	92,0
3	25 сажень в глубину поля	0,0	0,0	0,06	0,12	0,8	0,9	0	0	0	0	4,0	84,0

Б. Учет 13/VII в стадии налива зерна

1	Непосредственное соседство	3,82	4,82	5,14	5,3	5,3	Листья отмерли	0	0	0	10,0	88,0
2	10 сажень вдоль опушки леса	1,68	3,06	4,14	4,78	5,43		0	0	0	0	72,0
3	25 сажень в глубину поля	0,94	1,1	1,54	2,08	1,9		0	0	0	0	84,0

Горленко (1934) указывает на такое же снижение. Так, по его наблюдениям, пораженность овса ржавчиной около крушины равнялась 25,3%, на расстоянии 45 м — 20%, на 90 м — 16% и 150 м — 12%.

Наконец, можно привести еще следующие указания, так или иначе подтверждающие выставленное нами положение: Мента (1931), изучавший ржавчину в Индии (в предгорьях Гималаев), указывает, что после прекращения неблагоприятной для некоторых ржавчин летней жары, ржавчина в долинах возобновляется в связи с рассеиванием спор с плоскогорий, где она легко переживает этот период, причем раньше всего и больше ее появляется около склонов. Orton и Beattie (1923) сообщают о случае в районе Колумбии, где в течение 20 лет яблоня и можжевельник произрастали в близком соседстве без следа ржавчины, хотя 10 миль в сторону этот гриб является бичом для обоих растений. Если, заметим мы, и возможно, что споридии *Gymnosporangium* не могли выдержать перенос ветром на расстояние 10 миль, то уже эцидиоспорам это было бы вполне возможно: всего бы понадобилось для переноса несколько минут при ветре средней скорости.

В вышеупомянутых примерах, конечно, должна была иметь значение разница в экологических условиях. Однако, трудно допустить, чтобы во всех описанных случаях ухудшение экологических условий шло неизменно в одном направлении, именно от источника инфекции. Поэтому, мы полагаем, что все приведенные примеры, да и просто чисто логические рассуждения, приводят к неоспоримому положению, что количество инфекции рассеивается (уменьшается) по мере удаления от источника инфекции, и что, по мере уменьшения ее, понижается вероятность заражения растений, а это последнее, при всех прочих равных условиях, влечет за собой уменьшение количества больных растений и степени развития болезни. Таким образом этот вопрос

для нас должен быть вполне ясным. Другой вопрос — как закономерно рассеивание спор и как такую закономерность облечь в математическую форму? Как далеко и в каком количестве могут переноситься споры по воздуху от данного очага, имеющего тот или иной запас инфекции? Если будет известна закономерность рассеивания, то, зная запас инфекции в данном месте, мы можем при тех или иных условиях окружающей среды устанавливать зоны рассеивания спор, известного рода "изоспоры". С другой стороны, зная те минимальные количества спор в воздухе, которые могут вызвать при оптимальных условиях среды и состоянии наибольшей восприимчивости растения хозяйственно-ощущимое развитие болезни, мы можем устанавливать и зоны вредного действия того или иного источника инфекции. Следовательно, закономерность рассеивания спор (или вообще инфекционного начала) должна быть установлена в первую очередь.

Негэли (цитируем по Сорокину, 1882 г.) говорит: "Распространение пыли зависит от воздушных течений, но при известных обстоятельствах ее весьма легко рассеять, а поэтому опасность получить пыль от известного места уменьшается уже при незначительном удалении от него". "Если принять во внимание то обстоятельство, что многие пылинки садятся на различные предметы, в особенности на почву, то можно утвердительно сказать, что количество пыли, приносимой из известного места, уменьшается вообще обратно пропорционально квадрату расстояния".

Курсанов (1933) указывает, что "количество спор в данном объеме воздуха уменьшается пропорционально кубу расстояния от первоначального источника, если считать равномерное распространение во все стороны. Однако, нужно иметь в виду преобладающие ветры, в направлении которых такого большого уменьшения концентрации спор не произойдет"...

Обстоятельный разработку этого вопроса, на основании математических выкладок, провел Schmidt (I. c.), о чем мы уже неоднократно упоминали. Работа представляет очень большой теоретический интерес и здесь необходимо остановиться на некоторых деталях, о которых у нас не было еще указаний. Выводы Schmidt кратко сводятся к следующему: благодаря постоянно происходящим беспорядочным движениям воздуха (звихрениям), семена, плоды, споры и т. п. переносятся много дальше от места своего освобождения, чем то было бы при условии равномерного ветра. Зная величину перемешивания воздуха, скорость ветра и скорость падения спор (или семян) в спокойном воздухе, можно установить, какая часть первоначальной массы спор, распыленных в воздухе, достигает определенного расстояния. В пределах некоторого расстояния V ("средней границы распространения") еще сравнительно часто встречаются семена, споры и т. д. Вне этой границы попадает только $\frac{1}{10}$ всех спор (семян). Граница распространения обратно пропорциональна квадрату скорости падения спор. Schmidt приводит ряд формул для вычисления соответствующих показателей. Согласно его указаниям можно определять для каждого типа спор или семян предельную высоту, которую при данных метеорологических условиях может достигнуть известная часть всех семян или спор, или вероятность для одной споры попасть на данную высоту через определенное время.

$$\text{Для этого служит формула } Z = \sqrt{4 \frac{A}{\sigma} \cdot \eta t - ct}$$

$$\text{или для определения предельной высоты, независимо от времени } Z = \frac{A}{\sigma} \cdot \frac{\eta}{4c}.$$

В такой же мере можно определять и дальность рассеивания спор, о чем мы говорили в предыдущем разделе (стр. 36). Schmidt на основании этих формул установил теоретические границы распространения семян одуванчиков. Так, 0,4 всех рассеянных семян будет находиться в воздухе в течение 111 секунд, за какое время эта часть будет рассеяна в пределах 1,1 км; 0,01 семян соответственно продержится в воздухе 1020 сек. и будет рассеяна в пределах 10,2 км и т. д. (Скорость па-

дения семян = 10 см/сек., скорость ветра = 10 м/с. и $A = 20$). Для пыльцы сосны (скорость падения = 5,3 см/сек.) устанавливается, что 0,4 всей рассеявшейся пыльцы будет рассеяно при тех же условиях в пределах 4 км, а 0,01 — в пределах 36 км, т. е. в данном случае имеем, что для переноса одного пыльцевого зерна на 36 км имеется вероятность $1/100$, а на 48 км — вероятность равна $1/1000$ и т. д. Автор определил средние границы распространения (V) самых разнообразных семян и плодов и, частично, спор; для *Lycoperdon* (скорость падения = 0,047 см/сек.) $V = 470\,000$ км, *Lycopodium* (скорость падения = 1,76 см/сек.) = 330 км, для семян одуванчика — 10,2 км, *Betula verrucosa* — 1,6 км, *Fraxinus excelsior* — 0,025 км и т. д.

Таким образом, дальность рассеивания спор или семян зависит от скорости падения их в спокойном воздухе и состояния атмосферы (турбулентности воздуха, его плотности, скорости ветра). Самый характер рассеивания остается один и тот же для всех типов спор или семян и для всех условий.

Приведенные здесь данные Schmidt являются результатом исключительно теоретических выкладок, годных для идеальных условий (абсолютный распыл спор без комплексов, ровная поверхность, равномерная скорость ветра и т. д.). Для сравнительной оценки различных грибов его рассуждения имеют большое значение. На этом мы уже останавливались. Однако, в природе условия рассеивания спор значительно сложнее и поэтому характер рассеивания должен быть в действительности иной. Поэтому в данном разделе работ мы поставили себе целью установить закономерность рассеивания экспериментально, именно в том виде, как она имеет место в естественных меняющихся условиях¹. В связи с этим нами был поставлен ряд опытов, в которых мы размещали на различных расстояниях и направлениях предметные стекла, смазанные желатин-глицерином, и улавливали на них споры, рассеиваемые с определенного пункта («искусственный источник инфекции»). Скорость ветра определялись почти каждый раз. По окончании опыта предметные стекла накрывались покровными и на площади последних подсчитывалось число всех осевших спор, независимо от комплексов. Приведем результаты этих опытов.

Опыт I. (28.VII 1933). На лужайке около Ср. Невки (Елагин остров) распылялись через марлю споры *Tilletia tritici* с высоты примерно 0,8—1,2 м. Скорость ветра колебалась от 0,5 до 4 м/с. (измерение по анемометру Фусса), доходя иногда до полного штиля: направление его также менялось. В каждой точке по 2 предметных стекла. Всего было распылено около $120,10^7$ спор. Осаджаемость на стеклах представлена в табл. 15.

Таблица 15

Результаты рассеивания спор *Tilletia tritici* 28/VII 1933 г. (Опыт I)

Угол в ° ²	Количество спор на 1 покровное стекло 18×18 мм (среднее из 2-х)			
	В 5 м от места распыла спор	В 10 м от места распыла спор	В 15 м от места распыла спор	В 20 м от места распыла спор
— 20	204	23	4	0
— 10	435	45	19	8
+ 30	964	212	207	49
+ 45	1 198	587	87	142
+ 55	659	123	77	15
+ 65	341	24	26	7
+ 75	365	5	26	53
+ 85	20	10	9	14

¹ Избегая при этом случайностей вроде дождя, механических преград и т. п.

² Относительно преобладающего направления ветра перед опытом.

Опыт II. (5.IX 1933). На том же участке рассеивалась смесь спор *Tilletia tritici* и *Bovista plumbea*. В данном случае споры рассеивались через мелкое сито, о котором говорилось выше, с высоты примерно в 1,5 м, в течение 15 мин., после чего предоставлено было для осаждения спор 30—35 мин. Размещение стекол было несколько иное, что видно из табл. 16. В каждой точке помещалось по 3 стекла. Ветер колебался. Скорость его варирировала от 2,3 до 3 м/с. (иногда штиль). Было распылено *Tilletia tritici* примерно $1,8 \cdot 10^9$ спор (число спор *Bovista*, к сожалению, не удалось установить).

Таблица 15

Рассеивание смеси спор *Tilletia tritici* и *Bovista plumbea* 5.IX 1933 г. (Опыт II)
Среднее число спор на 1 покровное стекло 18×18 мм

Угол в °	<i>Tilletia</i>				<i>Bovista</i>			
	5 м	10 м	20 м	40 м	5 м	10 м	20 м	40 м
— 45	3,0	0,3	0,7	0	0,3	0	0	0
— 30	128,0	2,3	0,3	0	7,0	0,3	0	0
— 15	43,3	54,7	4,7	0,3	7,0	4,0	0	0
0	206,0	204,0	5,3	8,3	17,0	0	1,7	0
+ 15	623,0	115,3	31,3	1,3	46,0	16,0	0,7	0
+ 30	877,7	216,7	49,0	7,0	81,3	20,3	6,3	0
+ 45	911,7	89,7	207,0	9,3	70,0	10,7	7,3	2,7
+ 60	245,7	48,0	3,0	2,3	27,7	17,3	0,7	0

В 1934 г. мы поставили еще опыты, причем, в этом случае рассеивание спор производилось на значительно больших расстояниях, чем в описанных опытах и с большей массой спор. Применялась смесь спор *Tilletia tritici* и *T. levis*.

Опыт III ставился в окрестностях Ленинграда (за гор. Слуцком). Улавливание спор производилось только в одном направлении, примерно под углом 20—30° относительно преобладающего направления ветра. Всего было взято 21 точка, на расстоянии 50 шагов (около 33 метров) друг от друга. Распылено было всего 100 грамм (или около $3,2 \cdot 10^{10}$) спор из ручного распылителя „Autospray“. Распыливание с высоты около 1,2—1,5 м продолжалось 45 мин., на окончательное осаждение спор дано было 1 час. В каждой точке было по 5 стекол (пятикратная повторность). Скорость ветра равнялась примерно (на-глаз) 2—4 м/с.

Таблица 17

Рассеивание спор *Tilletia tritici* и *T. levis*, Слуцк 7.VI—1934 г. (Опыт III)

Среднее число спор на 1 покровное стекло 18×18 мм на расстоянии:

33 м	66 м	99 м	132 м	165 м	198 м	231 м	264 м	297 м	330 м	363 м	396 м	429 м	462 м	495 м	528 м	561 м	594 м	627 м	660 м	693 м
36,5	6,8	0,4	0,4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0

Наконец, на том же участке был поставлен IV опыт с теми же спорами. Улавливание последних проводилось в трех направлениях, по каждому из которых было взято по 9 точек на расстоянии примерно 94 м друг от друга.

В каждой точке помещалось по 3 стекла. Распылено спор 103 грамма или около $33 \cdot 10^9$ шт. Скорость ветра от 3 до 3,5 м/с. (по анемометру). Направление его колебалось.

Таблица 18.
Рассеивание спор. Случок 3/VI — 1934 г. (Опыт IV)

Углы в °	Число спор на 1 стекло 18×18 мм										
	Р а с с т о я н и е	94 м	188 м	282 м	376 м	470 м	564 м	658 м	752 м	846 м	1034 м
+15 . . .	111,3	5,7	1,3	27,3	0,3	0,3	0	0	0	0	0
0 . . .	191,3	30,0	7,0	0,7	2,0	0,3	0	0	0	0	0
-15 . . .	107,6	8,6	5,3	0,7	2,3	0,3	1,0	0	0	0	0

Из всех представленных здесь данных с несомненной ясностью подтверждается рассеивание спор, т. е. постепенное уменьшение степени осаждаемости их по мере удаления от источника. Вопрос о том, почему имеет место такое постепенное уменьшение количества спор, разобран Schmidt'ом. Другой вопрос — закономерность рассеивания. Чтобы ответить на него, мы попросили проф. Ю. Л. Поморского подвергнуть полученные нами результаты математическому анализу. Наиболее полными в этом отношении были данные по опыту II, которые и были непосред-

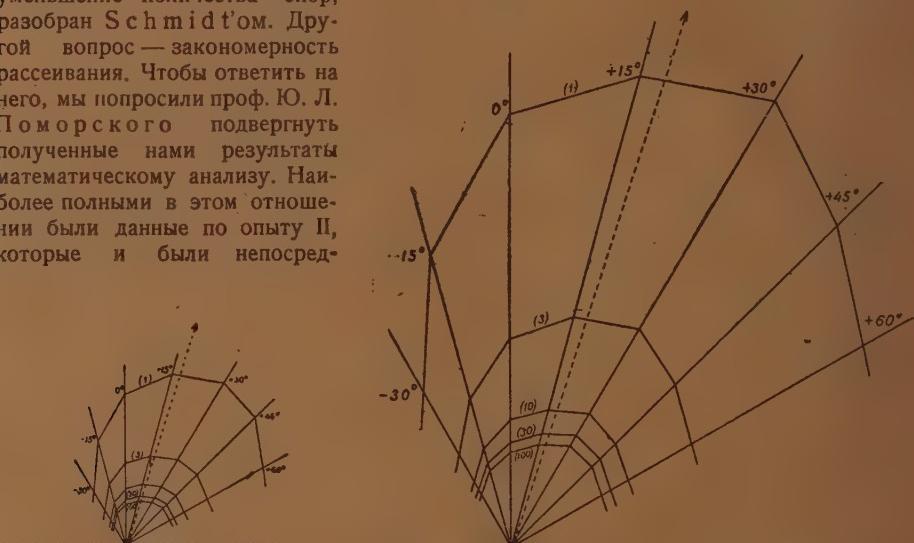


Рис. 5. Схема рассеивания спор *Bovista plumbea* (налево) и *Tilletia tritici* (направо). Пунктирная линия — среднее направление ветра во время опыта; вдоль прямых сплошных линий размещались предметные стекла для улавливания спор; ломаные линии — «изоспоры» (цифры в скобках — среднее число спор, осевших на 1 см²). Масштаб — 1,5 мм = 1 м.

ственно использованы для анализа. В итоге обработки была установлена закономерность рассеивания спор в следующем виде:

$$y = c + \frac{a}{s+x} \quad (1)$$

тде: y — расстояние, на котором споры улавливались, x — число спор, осевших на единицу площади, s — площадь осаждения¹, c и a параметры, зависящие от условий опыта (сюда следует отнести скорость падения спор, скорость ветра, величину турбулентности, запас спор и т. д.). Характер рассеивания представлен нами графически (рис. 5). В данном случае, как можно видеть на графике, характер закономерности рассеивания оказался одним и тем же для совершенно различных спор (*Tilletia* и *Bovista*). Мало того, закономерность рассеивания одна и та же по всем линиям распыла споры. Естественный интерес представляет собой вопрос, сохраняется ли тот же характер рассеивания при других условиях. Для ответа на этот вопрос мы старались приблизенно оценить установленную закономерность по данным других опытов. В этом случае мы поступали следующим образом: по каждому опыту брали количество спор, осевших в первых двух точках, и по ним, согласно приведенному выше уравнению, определяли теоретическое количество спор, которые должны были осесть в каждой последующей точке, и сравнивали полученные результаты с фактическими данными осаждения спор. В итоге получилась следующая картина, представленная в табл. 19.

Таблица 19
Сравнение фактической осаждаемости спор с теоретической

Опыты	Расстояние в м	Фактич. осажден. спор	Теорет. осаждаем. спор
I. угол + 55°	5	659	—
	10	123	—
	15	77	68
	20	15	47
II. угол + 15° <i>Tilletia</i>	5	623	—
	10	115,3	—
	20	31,3	44
	40	1,3	19
III.	33	86,5	—
	66	6,8	—
	99	0,4	3
IV. угол 0°	94	191,3	—
	188	30,0	—
	282	7,0	16
	376	0,7	11
	470	2,0	8
IV. угол + 15°	94	111,3	—
	188	5,7	—
	282	1,3	3,2
	376	27,3	2,2
	470	0,3	1,6

Таблица 20
Сравнение фактическ. и теорет. осажд. спор
Endothia parasitica

Расстояние в футах	Фактическ. осаждаем.	Теоретич. осаждаем.
27	24	—
85	13	—
180	7	7
266	8	5
409	9,3	4
414	8,7	4

Приведенные в таблицах цифры показывают относительно небольшие различия между полученными теоретически цифрами и данными опытов по осаждаемости спор, особенно вблизи пункта рассеивания. Чем дальше от пункта рассеивания и чем меньше, следовательно, осаждается спор, тем больше расхождений как в ту-

так и в другую сторону. Явление это вполне понятное, поскольку вероятность осаждения спор, по мере удаления от пункта рассеивания последних, уменьшается, и, следовательно, в более удаленных пунктах больше будет случайностей в смысле количественной осаждаемости спор. Поэтому можно полагать, что эмпирические данные будут все меньше отличаться от теоретических, чем больше стекол будет применяться в более отдаленных от места рассеивания спор точках. Надо считать при этом, что число стекол в каждой следующей точке должно увеличиваться соответственно постепенному уменьшению вероятности осаждения спор. В наших же опытах, как мы выше указывали, в каждой точке применялось одно и то же количество стекол. Этим, в сущности, и должны объясняться те расхождения между эмпирическими и теоретическими данными, которые представлены в таблицах. Приняв

это во внимание, можно считать, что установленная закономерность $(y=c + \frac{a}{s \cdot x})$

в достаточной мере отражает собой действительное рассеивание спор, которое наблюдается в природе.

Это уравнение мы применили к спорам различных грибов (*Tilletia*, *Bovista*, *Endothia*), отличающимся между собой скоростью падения. Кроме того, и условия рассеивания (запас спор, ветер и пр.), результатом которых явились цифры, представленные в таблицах, были различны. При сравнении различия получились небольшие, по крайней мере не больше, чем по опыту II, данные которого легли в основу анализа. Следовательно, мы вправе считать, что установленная закономерность имеет общий характер и может быть применена для всех случаев рассеивания спор, исключая, впрочем, те из них, когда имеются налицо какие-либо преграды, резко нарушающие рассеивание (горы, лес и пр.). Закономерность рассеивания, установленная теоретически Schmidt'om, тоже является общей. Таким образом, какие бы условия рассеивания спор ни были и в каком бы они количестве ни распылялись, споры, по мере переноса от места своего распыла, будут убывать и число их, оседающих за определенный промежуток времени на единицу площади, будет находиться в обратной зависимости от расстояния. Все побочные условия, включая сюда и количество распыляемых спор, будут определять собой значение всех остальных величин уравнений (в нашем случае значение „*a*“ и „*c*“). Поэтому, для определения осаждаемости спор в любой точке необходимо эти значения установить, т. е. необходимо знать точно запас спор, скорость их падения, силу ветра, давление (это все в формулах Schmidt'a учитывается). Практически, однако, к этому нет надобности прибегать. Важно установить осаждаемость спор в 2-х точках, различно удаленных от пункта их рассеивания. Фактическая осаждаемость в этих двух точках является функцией всех условий рассеивания спор, и поскольку характер последнего остается всегда одним и тем же, эти две точки будут определять собой степень осаждаемости спор во всех остальных точках по линии рассеивания спор. Нашиими опытами было также установлено, что рассеивание спор идет по некоторым концентрическим кривым, по форме приближающимся к эллипсам. Схемы таких рассеяний представлены на рис. 5. Это указывает на то, что споры рассеиваются не только вдоль линии преобладающего ветра, но и по сторонам от него, образуя собой известную полосу рассеивания, отдельные участки которой должны отличаться между собой по степени осаждения спор. Зная уравнение кривой бокового рассеивания, можно определять последнюю на основании соответствующих полевых учетов осаждаемости спор. Практически, однако, характер бокового рассеивания спор имеет малое значение. Достаточно знать закономерность рассеивания по одной линии, именно по линии преобладающего в данный момент направления ветра и по ней устанавливать зоны рассеивания в виде концентрических кругов.

На схемах рассеивания спор (см. рис. 5) видим, что осаждаемость спор резко падает в зонах, ближайших к пункту распыла спор. В дальнейшем же убы-

вание идет значительно медленнее. Теоретически полнейшее отсутствие спор должно быть в бесконечности.¹ Отсюда еще раз следует, что рассеивание единичных спор по воздуху, в сущности, безгранично.

Теперь возникает вопрос—в чем значение установленной закономерности рассеивания. Выше мы указывали, что с помощью последней можно в каждом случае устанавливать зоны рассеивания спор или „изоспоры“, исходя из фактической осаждаемости их в 2 любых точках, находящихся по линии ветра. Однако, сами по себе „изоспоры“ еще не решают вопрос о зонах распространения болезней. Тут в первую очередь необходимо знать „нормы“ зараженности спорами воздуха, понимая под ними те количества спор (или других инфекционных частиц), осаждающихся на единицу поверхности, которые при данных экологических условиях вызывают ту или иную степень развития болезни. Наиболее важно знать предельные „нормы“, т. е. максимальные количества спор, оседающих на единицу поверхности за определенный промежуток времени, которые при данных условиях не вызовут хозяйствственно-ощущимой степени развития болезни².

Значение закономерности рассеивания уже заключается в том, что при ее содействии возможно установить „нормы“ зараженности. Для этого необходимы полевые наблюдения и учеты такого характера: учитывать осаждаемость спор в различных точках от источника их (напр. кустов барбариса) по линии ветра, а затем установить предельные зоны проявления болезни при определенных экологических условиях в связи с данным рассеиванием спор. Что такую работу необходимо проводить и что она даст определенные результаты, мы покажем на следующих данных, приведенных в работе Lambert'a (I. c.) (для удобства перечисляем на метрическую систему).

Около 175 кустов барбариса, сильно зараженных ржавчиной, на различных расстояниях были расположены стекла для улавливания эцидиоспор. По истечении 20 часов на стеклах были подсчитаны споры, в результате чего оказалось:

на расстоянии 1,8 м на 1 кв. см осело около	1737 спор
21,6 " " "	11 "

Обследованием через 12 дней было установлено, что ржавчина распространялась только немного далее 2,4 км. Можно допустить, что на расстоянии 3 км, инфекция практически не проявилась. Согласно уравнению рассеивания спор устанавливаем, что на этом расстоянии должно было осесть на 1 кв. см около 0,1 споры или около 1000 шт. на 1 кв. м. Следовательно, при тех условиях, в которых происходило рассеивание спор, заражение и проявление ржавчины, осаждаемость спор в степени 1000 шт. на 1 кв. м за 20 часов не представляло хозяйственной опасности. Таким путем можно установить „предельные нормы“ зараженности воздуха для разнообразных случаев. Зная эти „нормы“, можно будет уже легко устанавливать зоны распространения болезни, пользуясь закономерностью рассеивания и учетами осаждаемости спор.

Рассмотренная здесь закономерность рассеивания спор установлена экспериментально в пределах ограниченного пространства. В данный момент нельзя, разумеется, утверждать, что этой закономерностью можно безоговорочно пользоваться при рассеивании спор на обширных пространствах; это необходимо подтвердить и уточнить дальнейшими работами в производственных условиях. В данный момент мы имеем в виду лишь показать, что рассеивание спор имеет место, что оно закономерно и как, наконец, эту особенность рассеивания спор можно использовать для принципиального решения вопроса о зонах распространения болезней.

¹ Если в уравнении (1) будем считать $x=0$, то имеем:

$$y = c + \infty; y = \infty$$

² Для карантинных объектов хозяйственно ощутимая степень развития должна быть равна 0.

Выводы

1. При переносе воздушными течениями споры значительно рассеиваются, и по мере удаления от своего источника количество их в воздухе, а с этим и осаждаемость их падает.

2. В зонах, ближайших к источнику спор, осаждаемость падает наиболее резко, в дальнейшем убывание спор идет значительно более постепенно; теоретически единичные споры могут ветром переноситься на безграничные расстояния.

3. Рассеивание спор закономерно: количество осаждающихся спор находится в обратной зависимости от расстояния. Этот характер рассеивания является общим для всех спор и всех случаев рассеивания, за исключением тех, когда имеются преграды (лес, горы и пр.).

4. Закономерность рассеивания позволяет устанавливать зоны рассеивания спор („изоспоры“). В свою очередь, при соответствующих полевых наблюдениях и учетах, она дает возможность устанавливать „нормы“ зараженности спорами воздуха при данных условиях. Эти „нормы“ в совокупности с „изоспорами“ позволяют устанавливать зоны распространения инфекционных болезней.

ГЛАВА IV

Обсуждение вопроса о дальности распространения инфекционных болезней растений воздушными течениями и окончательные выводы

В предыдущих главах мы подробно рассмотрели отдельные моменты данного вопроса, останавливаясь не только на наших экспериментальных данных, но и на относящихся к этому вопросу литературных материалах. В заключение мы считаем необходимым остановиться на этих моментах в совокупности, с точки зрения знания последней в явлениях дальнего распространения инфекционных болезней воздушными течениями.

Какие мнения на этот счет мы имеем? Одни считают, что инфекционные болезни растений могут переноситься по воздуху на далекие расстояния (сотни и тысячи километров), другие же, наоборот, считают, что распространение их таким путем очень ограничено (доходя в отдельных случаях до нескольких футов). Сторонниками первого взгляда являются многие авторы. Одни из них этот взгляд выражают на основании априорных рассуждений (споры очень малы и нет оснований считать, что они далеко не переносятся), другие исходят из фактических данных нахождения спор высоко в воздухе, скорости падения и силы ветра, третья представляют в подтверждение этому сложные теоретические расчеты или факты переноса на далекие расстояния вулканической пыли, песка и пр. частиц при пылевых бурях. Вулканическая пыль при извержении Кракатау в 1883 г. переносилась на тысячи километров, при извержении Везувия и Этны она достигала Константино-поля. Известны случаи переноса пылевых частиц в Европу из С. Африки и т. п. Подобных примеров можно много привести. Имеются также наблюдения о переносе пыльцы. По данным Hesselman (1919), пыльца хвойных осаждалась на корабле на расстоянии 30 – 55 км от берега. Много также осаждалось пыльцы злаков. Дальность рассеивания спор при этом отождествляется с дальностью распространения болезни. Ячевский (1910) считает, что споры могут быть занесены воздушными течениями из очень удаленных местностей и, таким образом, заражение может происходить не только от местного очага, но также издалека. Впрочем, впоследствии, касаясь вопроса появления ложной мучнистой росы хмеля, он не склонен считать возможным дальний перенос инфекции. Clebahn (1904) является определенным сторонником далекого распространения болезней, основываясь на факте улова спор из воздуха, переноса ветром мелких частиц песка и отдельных наблюдениях за появлением болезни в местностях, удаленных от источников

инфекции. Gassner (1916), изучавший ржавчину в Южной Америке, на основании ловли спор в воздухе, наблюдением за развитием ржавчины в девственных пампасах и сопоставляя эти данные с явлениями переноса пыли, приходит к заключению, что ржавчины могут переноситься по воздуху на далекие расстояния. Butler (l. c.) держится того же мнения, причем приводит простые расчеты возможного переноса спор, исходя из скорости и высоты падения их и силы ветра. Горячими сторонниками дальнего переноса инфекции являются Русаков и Шитикова-Русакова, долго изучавшие ржавчину в различных районах Союза. Путем многочисленных анализов воздуха, фенологических наблюдений и учета распространения в районах их работ промежуточных хозяев, они утверждают занос ржавчины на сотни километров, например из Манчжурии в Амурскую область, перенос через Азовское море. Ukkelberg (l. c.) о работе которого мы сообщали, подсчитал на основании встречаемости спор на большой высоте (данные Stakman'a и др.) и скорости падения их, что при ветре в 10 миль/час они могут быть отнесены на 1500—2000 км, перенося с этим и инфекцию. Сотер улавливал споры ржавчин на большой высоте и также считает возможным далекий перенос их. Наконец, следует упомянуть систематические наблюдения за переносом спор ржавчин и появлением ее, проводимые в последние годы в Канаде, на основании которых возможность далекого распространения инфекции также доказывается. Подобные указания имеются в отношении *Cronartium ribicola*. Pennington (1924) сообщает о развитии ржавчины на смородине на Тихоокеанском побережье Америки на расстоянии 110 миль от границы географического распространения *Pinus strobus*.

С другой стороны, имеются данные о более ограниченном рассеивании спор и инфекции. Weston (1923) отмечал одновременное появление *Sclerospora* кукурузы на Филиппинских островах после тайфуна на протяжении нескольких миль вдоль ветра. Он указывает на перенос болезни ветром по всему архипелагу. Выше мы приводили данные Bartholomew, Jones и Bartholomew, а также Orton и Beattie, касающиеся переноса ржавчины яблони на ограниченные расстояния. Posey и Ford (1927) сообщают, что главное повреждение на соснах от *Cronartium ribicola* наблюдается в пределах 900 футов от участков с черной смородиной. Filler (1924) указывает то же расстояние. По наблюдениям Walter Snell (1920) ветер переносил эцидиоспоры *Cronartium ribicola* по крайней мере на $1\frac{1}{4}$ мили, о чем он судил по проявлению болезни. Spaulding (1911 и др.) указывает, что при удалении *Ribes* по соседству с сосновой зоной в 300—500 футов считается безопасной. По дальнейшим его наблюдениям ржавчина встречалась на смородине на расстоянии 2 миль от ближайшего источника инфекции.

Многочисленные указания имеются в отношении дальности распространения инфекции от кустов барбариса и крушины. По отдельным данным зоны варьируют. В основном указывается зона от нескольких сотен метров до 2—3 км и несколько более, в зависимости от величины заросли и местных условий. В некоторых случаях зона действия барбариса оказывается значительношей. Migray и McCay (1932) сообщают, что почва, зараженная мильдью лука, уже на расстоянии 300—400 ярдов не представляет опасности для соседних участков. Long (1914) отмечает, что эцидио- и уредоспоры *Puccinia andropogonis* не переносятся дальше 6 футов воздушными течениями, и что за 4 года такие споры не могли пересечь 40 футов промежутка между растениями-хозяевами.

Определенными сторонниками ограниченного разноса ветром болезней растений являются Butler (1917), Наумов (1926) и др. Butler (l. c.) приводит ряд исторических фактов, относящихся к расселению отдельных болезней. Так, болезнь каштанов, причиняемая *Endothia parasitica*, не могла пересечь пространство в 30—40 миль. Американская мучнистая роса крыжовника не могла по воздуху пересечь океана и в Европу была ввезена с посадочным материалом. Дальнейшее распространение ее по материку шло исключительно с посадочным материалом.

То же относится и к мильдью и оидиуму винограда и многим другим болезням, расселившимся за последние 100—200 лет. В отдельных случаях распространение по воздуху болезней, очевидно, возможно на значительные расстояния, напр. мучнистая роса дуба, которая после ввоза из Северной Америки очень быстро распространялась по Европе. Многочисленные факты, изученные *Wittler*'ом, приводят его к убеждению в малом значении воздуха при распространении болезней растений на далекое расстояние и в связи с этим заявляет, что: „в разработке метода предохранения от ввоза новых болезней... возможность инфекции спорами, переносимыми по воздуху из удаленных центров, не должна приниматься в серьезное внимание“.

Принципиально сходная картина наблюдается, очевидно, и в отношении дальности переноса пыльцы. Кулешов (1915) пытался устанавливать в полевых условиях дальность переноса пыльцы кукурузы, применяя метод улавливания ее в аэроскопе, а также и учет результатов опыления на различных расстояниях. К сожалению, в его работе, которая нам известна, дело ограничилось констатацией расстояний, на которые пыльца может переноситься и вызывать опыление.

Таково примерно состояние этого вопроса. Приведенные фактические данные не внушают сомнения. Различия, которые тут имеют место, вполне объяснимы, так как дальность распространения болезней на далекие расстояния определяется характером объекта и целым рядом условий, которые, конечно, вариируют. Поэтому, хотя все приведенные факты и отдельные мнения и не вызывают больших сомнений, решения вопроса они, однако, пока не дают.

Во введении мы указывали те моменты, которые определяют дальность распространения инфекции воздушными течениями. Рассмотрим в свете наших и литературных данных значение этих моментов относительно дальности рассеивания болезней воздушными течениями.

Отчленяемость спор от субстрата. В итоге рассмотрения имеющихся и полученных данных мы пришли к выводу, что подавляющее большинство грибов легко рассеивает свои споры по воздуху. Одни из них распыливают зрелые споры почти все время, причем, чем сильнее ветер, тем в большем количестве они попадают в воздух, тем большая масса их может разноситься на далекие расстояния („типичные анемохоры“). Другие рассеивают споры при определенных условиях (дождь, роса и т. д.), причем или в любые часы дня и ночи, или в более ограниченные периоды (с зари до полудня примерно), когда условия для разноса их на далекие расстояния обычно менее благоприятны („ограниченные анемохоры“). Наконец, имеются грибы, которые не рассеивают свои споры свободно в воздухе, отчленяя их при помощи падающих капель воды („гидрохоры“) и т. п. Наибольшими возможностями для рассеивания воздушными течениями на далекие расстояния обладают, следовательно, споры первой группы, в меньшей мере — споры второй группы. Что касается третьей группы, то рассеивание их воздушными течениями возможно на очень ограниченных пространствах, в пределах отдельных участков поля, сада и т. д. Следовательно, споры первых двух групп (и особенно первой), с точки зрения разбираемого здесь вопроса, должны быть приняты во внимание в первую очередь.

Жизнеспособность спор. Для одних спор она очень коротка, у других длится неделями, месяцами и даже годами. К первой группе можно отнести такие споры, как конидии переноносовых, базидиоспоры ржавчинных и пр. *Wittler* (1924) указывает, что базидиоспоры *Cronartium ribicola* обладают в обычных условиях жизнеспособностью в 10 мин. (в сырых условиях они, вероятно, как оговаривается *Wittler*, дольше сохраняют жизнеспособность). То же можно сказать в отношении базидиоспор других ржавчин, а также и конидий переноносовых. По данным *Crosier* (1934) конидии *Phytophthora infestans* при температуре выше 20° теряют жизнеспособность через 1—3 часа в сухом воздухе и через 5—15 часов во влажном.

Для этой группы грибов, споры которых обладают непродолжительной жизнеспособностью, возможность к дальнему рассеиванию довольно ограничена.

Правда, при ветре скоростью 1—3 м/с. (сильнее ветер вряд ли может быть в период появления конидий *Phytophthora infestans* на поверхности листьев картофеля), они (конидии) могут переноситься в жизнеспособном состоянии на десятки км. Однако, если принять во внимание, что при ветре, т. е. в условиях значительно повышенного испарения, споры должны быстрее терять свою жизнеспособность, в связи с этим дальность переноса их в жизнеспособном состоянии сокращается.

С другой стороны, имеется большое число грибов, споры которых обладают большой жизнеспособностью, которая сохранялась даже на больших высотах (см. работы по улову спор в верхних слоях воздуха). Сюда можно отнести хламидоспоры головневых, уредо- и эцидиоспоры ржавчинных и мн. другие. По данным Ячевского (1909) эцидиоспоры *Puccinia graminis* сохранялись жизнеспособными в течение трех-четырех недель. Уредоспоры ржавчинных обладают большей жизнеспособностью. Маневал (1924) приводит на этот счет данные различных авторов и своих опытов. Так, уредоспоры *Puccinia dispersa* сохранялись жизнеспособными 61 день, *Puccinia coronifera* давала еще через 84 дня прорастание (правда, очень низкий процент) при хранении в комнатной температуре. В его личных опытах, при хранении на растении - хозяине при 5—15° С., уредоспоры *Puccinia coronata* (на овсе) сохраняли жизнеспособность 164 дня. Уредоспоры *Puccinia graminis* (форма III) при хранении при 25° и 49% влажности сохраняли жизнеспособность 5 недель, а при 5—15° и 38—70% влажности они все еще прорастали через 16 недель.

Большой жизнеспособностью, измеряемой годами, обладают хламидоспоры головневых. Такие споры, конечно, при таком ветре, как 10 м/с. уже через час могут быть перенесены на 36 км, через сутки почти на 1000 км и т. д., и способны при благоприятных условиях и при достаточном запасе вызывать инфекцию в отдаленных местностях.

Дальность механического переноса спор. Важно было установлено, что споры грибов в сущности способны к очень далекому переносу. Раз они отчленились от субстрата и обладают большой жизнеспособностью, то к рассеиванию инфекции воздушными течениями на дальние расстояния не может быть с этой стороны препятствий.

Запас инфекции и степень рассеивания ее в пространстве. Грибы образуют колоссальное количество спор. Так, в одном только зерне пшеницы, пораженном *Tilletia tritici*, заключается от 4 до 16 миллионов спор и более. Один колосок овса, пораженный пыльной головней, имеет в себе скопление от 15 до 25 млн. спор; один апотеций гриба *Sclerotinia fructigena* содержит 80 млн. аскоспор. В одном конидиальном ложе *Endothia parasitica* имеется до 115 млн. спор. По вычислениям Wallace (1913) с поверхности участка под одной яблоней с опавших листьев выбрасывается в течение 45 минут $81\ 072\cdot10^5$ аскоспор *Venturia inaequalis*. По данным Weston (1923) одно кукурузное растение, пораженное *Sclerospora*, за одну ночь дает от 75 803 400 до 5 946 069 600 конидий. Gardner (1918) приводит данные Blodgett, согласно которым на 1 кв. дюйме поверхности листа хмеля может образоваться 2 280 000 конидий *Sphaerotheca humuli*. Buller (1909) указывает, что одно плодовое тело *Psaliota campestris* в течение каждого часа рассеивает около $4\cdot10^7$ спор, *Polyporus squamosus* в течение года образует $5\cdot10^{10}$ — 10^{11} спор и т. д. Если все это перевести на десятки, сотни гектар, то получатся колоссальные запасы спор, рассеиваемых в воздухе. Большие количества спор находятся в воздухе. По данным Шитиковой и Русаковой (1928), при сильной зараженности ржавчиной число уредоспор, оседавших в течение 14 часов на 1 покровном стекле в аэроскопе, доходило до 2731 шт. Громадные количества спор, повидимому, оседают и на поверхности различных органов растений. По данным Еремеевой и Каракулина (1929, на поверхности покровных стекол (18×18 мм), приклеенных к верхней и нижней поверхностям листьев подсолнечника в поле, за 3 часа оседало в первом случае от 89 до 431, а во втором от 72 до 448 уредоспор *Puccinia helianthi*.

Несмотря на такие колоссальные запасы спор, пространство воздуха, в котором они рассеиваются, безгранично велико, и фактически заспоренность его, по мере удаления от источника спор, падает, доходя в некоторых случаях до таких количеств, когда присутствие их в воздухе невозможно бывает установить доступными нам методами. Таким образом рассеивание спор в пространстве очень значительно ограничивает дальность переноса их воздушными течениями, причем, чем меньше запас их в данном месте, тем меньше возможности для далекого распространения ими инфекции воздушными течениями.

Препятствия к рассеиванию спор. Равличные преграды—лес, горы и т. п., если и не совсем задерживают распространение спор по воздуху, то в значительной степени уменьшают число переносимых спор, что безусловно уменьшает вероятность распространения болезни на далекие расстояния. Следовательно, совершенно различны будут радиусы действия, напр. крушины, находящейся на открытом месте, на опушке или далеко в лесу. Капли дождя сбивают споры вниз. Это установлено многими исследователями (см. наш обзор литературы). Таким образом, дожди являются безусловным препятствием для дальнего рассеивания спор. Что касается конденсации влаги на поверхности спор, то она, повидимому, далеко не всегда имеет место, как это казалось. Виллет (1932) в своей сводке указывает, что ядрами конденсации являются гигроскопические частицы (а не частицы вообще). Являются ли таковыми споры? Некоторые, повидимому, являются, как напр. конидии неропоспоровых, базидиоспоры и др. Но некоторые же, очевидно, не являются таковыми, напр. хламидоспоры головни. Таким образом, конденсация влаги в сыром воздухе, нам думается, не для всех спор может служить препятствием.

Наконец, „нормы“ зараженности воздуха. „Норма“ зараженности—это в сущности вероятность попадания одной жизнеспособной споры в условия, в которых она прорастает и вызывает заражение растения. При всех прочих равных условиях (запаса инфекции, жизнеспособности спор, температуры, влажности и т. д.) эта вероятность зависит от заражаемой поверхности растений, на которую споры оседают. Вероятность должна быть тем больше, чем больше та поверхность относительно единицы площади участка с растениями, на которую оседает спора. В этом отношении имеется большая разница между маленькой опытной делянкой или одиночным деревом, и большим массивом сплошного посева, между поверхностью листьев (в случае заражения, напр., пшеницы ржавчиной) и поверхностью рyeца (в случае заражения ее пыльной головней). При всех прочих равных условиях спора скорее может заразить сплошной посев, чем маленькую делянку или рассеянные растения. Гасснер (I. c.) совершенно правильно отмечает значение поверхности, улавливающей споры. Таким образом, при оценке дальности действияного или иного источника инфекции обязательно следует учитывать площадь и густоту стояния растений, которым угрожает отдаленный источник инфекции. При этом не следует, конечно, забывать, что, при всех прочих равных условиях, значение того или иного источника инфекции должно изменяться во времени, в зависимости от увеличения его запаса и вторичных рассеиваний инфекций, а также увеличения или уменьшения воспринимающей поверхности в связи с ростом растений.

Таково наше понимание значения всех этих моментов, которые определяют собой дальность распространения инфекционных болезней воздушными течениями. Трудно определить число групп заболеваний, различающихся между собой по дальности рассеивания инфекции; все зависит от того, каково будет сочетание для каждого отдельного случая всех рассмотренных здесь моментов. На основании всего изложенного мы пытаемся дать здесь известную, хотя бы весьма приближенную группировку болезней по их способности к далекому распространению.

I. Распространение инфекции воздушными течениями возможно только в пределах участка или даже растения. Примером являются болезни, вызываемые грибами типа *Colletotrichum*, *Gloeosporium*, *Fusicladium dendriticum* и т. п., споры которых рассеиваются с брызгами дождя.

II. Инфекция распространяется на сотни метров. Сюда можно отнести заболевания, причиняемые пероносовыми. Конидии последних маложизнеспособные, образуются в условиях сильной влажности, обычно в условиях слабых воздушных течений. При ветрах, когда бы они должны были разноситься далеко, они, повидимому, быстро теряют свою жизнеспособность, что ограничивает дальность распространения болезни. Сюда же можно отнести и заболевания, причиняемые базидиоспорами ржавчинных, жизнеспособность которых также мала, а также пыльную головню пшеницы, споры которой должны попасть на небольшую поверхность рыхлаца.

III. Болезнь распространяется на несколько километров. Примером служат линейная и корончатая ржавчины, вызываемые эцидиоспорами. Эти споры жизнеспособны достаточно, площади, которым они угрожают, обычно обширны, но обыкновенно запас инфекции относительно небольшой, что ограничивает распространение болезни.

IV. Инфекция распространяется на десятки и сотни километров и может быть дальше. Сюда следует отнести передачу ржавчины уредоспорами. Здесь все условия благоприятствуют наиболее далекому распространению болезни воздушными течениями, какое только можно предположить: жизнеспособность спор велика, запасы инфекции при огромных посевах колоссальны, площади посевов и густота стояния растений, которым угрожает инфекция, также обычно велики.

Приведенные примеры, конечно, очень относительны. Смотря по обстоятельствам (запасу инфекции, условиям погоды, величине посевов или насаждений которым угрожает инфекция) отдельная болезнь может переходить из одной в другую группу. Приведем для иллюстрации несколько примеров.

Выше мы приводили данные о рассеивании эцидиоспор *Puccinia graminis*. Там имело место распространение болезни от 175 кустов барбариса. Если мы допустим случай, что, при всех прочих равных условиях, в данной местности было только 17 кустов барбариса и, следовательно, запас инфекции уменьшился в 10 раз, то распространение ржавчины, очевидно, должно будет ограничиться уже не $3\frac{1}{2}$ километрами, а 300—350 метрами и т. д. Представим себе далее такой случай: поле пшеницы в 1000 га заражено ржавчиной. При учете осаждаемости уредоспор, рассеянных в воздухе от такого поля, установлено, что на площади в 1 кв. см на расстоянии 200 м от поля в течение суток осело 50 эцидиоспор, на расстоянии 500 м—10 спор. Допустим, что в данных условиях „норма“ зараженности в 0,1 эцидиоспоры на 1 кв. см не представляет собой хозяйственной угрозы. Согласно вышеприведенному уравнению находим, что эта „норма“ будет находиться по линии ветра на расстоянии примерно 38 км. Следовательно, это поле пшеницы представляет в данный момент угрозу для посевов в радиусе 38 км.

Наконец, приведем такой пример: при первом появлении ржавчины сплошной посев пшеницы в 10 000 га имеет поражение в среднем в размере 5 пустул на одно растение. Запас инфекции в данном случае будет равен $18 \cdot 10^{14}$ уредоспор. Если примем все условия, подобные только что приведенным в примере, то устанавливаем, что такие посевы могут угрожать значительно более отдаленной пшенице, на расстоянии примерно до 600 км. Таких примеров можно привести много.

В естественных условиях разбираемые здесь явления происходят, конечно, более сложно, чем мы тут пытались себе представить. Тем не менее, предлагаемый нами принцип определения дальности распространения инфекционных болезней растений, принцип оценки значения того или иного источника инфекции не нарушается. Чтобы этот принцип имел более действенное значение, необходимы в данном направлении дальнейшие работы. Вопросами первостепенной в этом отношении важности являются: 1) установление в производственных условиях для отдельных болезней „норм“ зараженности воздуха спорами при различных условиях; 2) разработка методов определения запасов инфекции; 3) установление закономерности расходования последних во времени относительно критических фаз развития соответствующих растений, как в районах, имеющих запасы инфекции, так и в местностях, удаленных от них. Кроме того, безусловно необходимо проверить в при-

родных условиях на разнообразных объектах закономерность рассеивания инфекционного начала.

Сказанное относится к основному вопросу разбираемых явлений— дальности распространения болезни. С другой стороны, во всей проблеме имеется ряд важнейших вопросов, требующих дальнейшего изучения. Сюда следует отнести: 1) установление групп возбудителей болезней, не распространяющихся по воздуху, 2) выяснение роли различных препятствий при распространении болезни, в частности значение влажности воздуха и осадков.

Считаем своим приятным долгом выразить глубокую благодарность проф. Н. А. Наумову за живейший интерес к работе и ценные указания при проведении ее и проф. Ю. Л. Поморскому за математический анализ отдельных данных наших опытов.

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- Aderhold.—Centralbl. f. Bakt. Abt. 2, Bd. 6, 1900.
Aderhold & Ruhland.—Zur Frage der Ueberwinterung und Verbreitung der Getreideroste.—Mitt. K. Biolog. Anst. f. Land. u. Forstwirtsch. Heft 2. 1906.
Anderson, P. J.—The morphology and life history of the chestnut blight fungus.—Bul. Penna. Chestnut Tree Blight Commission. 7:1—44. 1914.
Anderson, P. J.—Wind dissemination of the chestnut blight organism.—Phytopath. 3:68, 1913.
Anderson, P. J. & Babcock, D. C.—Field studies on the dissemination and growth of the chestnut blight fungus. Bul. Penna. Chestnut Tree Blight Commission. 3:1—45, 1913.
Anderson, P. J. & Rankin, W. H.—Endothia canker of chestnut.—Cornell Agr. Exp. Sta. Bul. 347:531—620. 1914.
Балахонов, П. И.—Черный рак плодовых деревьев и меры борьбы с ним. Листок № 13, 1930. Черномор. Окр. Станция Защиты Растений. Черный рак плодовых деревьев *Physalospora malorum* (Ar.). Труды по Защите растений. Том 5, вып. 1. 1932.
Bartholomew, E. F.—Apple rust controllable by spraying. Phytopath. 2:253—257. 1912.
de Bary, A.—Vergleichende Morphologie und Biologie der Pilze, Mycetozoen und Bakterien.—Leipzig. 1884.
Blodgett, F. M.—Hop mildew.—Cornell Agr. Exp. Sta. Bul. 328:278—312. 1913.
Бондарцев, А. С.—Болезни культурных растений и меры борьбы с ними. Сельхозгиз. 1931.
Bonnier, G., Matruchot, L., et Combes, R.—Recherches sur la dissemination des germes microscopiques dans l'atmosphère.—Comptes Rendus de l'Ac. de Sc. Paris. Vol. CLII, 1911, pp. 652—659.
Brefeld, O. und Falck, R.—Unters. a. d. Geasammtgeb. d. Mykologie, 13:1—75, 1905.
Buller, A. H. R.—Researches on fungi. 1909, 1922, 1924.
Buller, A. H. R. and Lowe, C. W.—Upon the number of micro-organisms in the air of Winnipeg.—Trans. Roy. Soc. of Canada, Third series. Vol. IV, section IV, 1911.
Buller, A. H. K. and Vanterpool, T. C. Violent spore-discharge in *Tilletia tritici*—Nature, December 26, № 2930 1926.
Burrill, T. J.—Bitter rot of apples.—III. Agr. Exp. Sta. Bull. 118:555—608, 1907.
Burrill, T. J. and Barrett, J. T.—Ear rots of corn.—III. Agr. Exp. Sta. Bul. 133:64—109, 1909.
Butler, M. B. F. L. C.—The dissemination of parasitic fungi and international legislation.—Memoirs of the Depart. Agr. India. Vol. IX, No 1. Botanical series, 1917.
Coons, G. H.—Some investigations of the cedar rust fungus. Nebr. Agr. Exp. Sta. Report. 25:215—245. 1912.
Cotter, R. U.—Black stem rust spores combed from the air by fliers.—Yearbook of Agriculture. 1931, pp. 116—118.
Crosier, W.—Studies in the biology of *Phytophthora infestans* (Mont.) de Bary. Cornell University Agr. Exp. Sta. Memoir 15. 1934.
Cunningham.—Microscopic examination of air. Calcutta. 1873.
Dickson, J. G.—Influence of soil temperature and moisture on the development of the seedling-blight of wheat. and corn caused by *Gibberella Saubinetii*.—Jour. Agr. Res., Vol. XXIII, No 11, 1923, pp. 837—870.
Dietel.—Ueber die Abschleuderung der Sporidien bei den Uredineen.—Mycologisches Centralblatt, Bd. I, Heft 11. 1912, S. 355—359.
Dietz, S. M.—The alternate hosts of crown rust *Puccinia coronata* Corda. Journ. Agr. Res. XXXIII, No 10, 1926, pp. 953—970.
Dingler, H.—Die Bewegung der pflanzlichen Flugorgane. München. 1889.

- Еремеева, А. М. и Каракулин, Б. П. — Ржавчина подсолнечника по наблюдениям на Краевой Нижне-Волжской С/Х Опытной Станции. — Болезни Растений. № 1—2, 1929, стр. 11.
- Falck, R. — Die Sporenverbreitung bei den Basidiomyceten. Beiträge zur Biologie der Pflanzen, Bd. IX. 1904.
- Falck, R. — Über die Größen, Fallgeschwindigkeit und Schwebewerte der Pilzsporen und ihre Gruppierung mit Bezug auf die zu ihrer Verbreitung nötigen Temperaturströmungs geschwindigkeit. Ber. d. deutsch. Bot. Ges., Bd. XLV, Heft 5, 1927.
- Falck, R. — Über die Lutinfektion des Mutterkornes (*Caviceps*) und die Verbreitung pflanzlicher Infektionskrankheiten durch Temperaturströmungen. — Zs. f. Forstw. u. Jagdwesen. 43: 202—227. 1910.
- Faulwetter, R. C. — Dissemination of the angular leafspot of cotton. — Jour. Agr. Res., Vol. VIII, No 12. 1917, p. 457—475.
- Faulwetter, R. C. — Wind-blown rain, a factor in disease dissemination. Jour. Agr. Res. Vol. X, No 12, 1917, pp. 639—648.
- Федоринчик, Н. С. — Агротехника в борьбе с почвенными срагизмами, паразитирующими на растениях. — Защита растений, Сб. 5, 1935, стр. 61—66.
- Федотова, Т. И. — Бактерии, сопутствующие *Plasmoidiophora brassicae* Wor. и взаимоотношения их с паразитом. Мат. по Миколог. и Фитопат. 1928, стр. 154—178.
- Filler, E. C. — Controlling white blister rust in the North-Eastern States. — Phytopath., 14: 53, 1924.
- Freeman, E. M. & Johnson, E. C. — The rusts of grain in the United States. U. S. Dept. Agr. B. P. I. Bul. 216: 1—87. 1911.
- Frey & Keitt. — Studies of spore dissemination of *Venturia inaequalis* Wint. in relation to seasonal development of apple scab. — Jour. Agr. Res. 30: 529—540. 1925.
- Gardner, M. W. — Mode of dissemination of fungus and bacterial diseases of plants. 20th Report Michigan Academy of Science, 1918, 357—423.
- Gassner, G. — Beiträge zur Frage der Ueberwinterung und Verbreitung der Getreideroste im Subtropischen Klima, Zeitschr. f. Pflanzenkrankheiten. XXVI Bd. 1916, S. 329—374.
- Gleditsch, J. G. — Ueber den Luftstaub, in Absicht auf die darunter befindlichen Saamen von einigen Arten der Schwämme und Erdflechteu. Gleditsch Physic. Bot. Oeconom. Abh. Halle, II. 1766, S. 323—349.
- Торленко, М. В. — Ржавчина хлебов и борьба с ней. 1934 г.
- Грушевской, С. Е. — к вопросу об условиях развития и вредоносности корончатой ржавчины овса — *Puccinia coronifera* Kleb. Сборник ССУ Сахарогреста. 1929.
- Heald. — Manual of Plant Diseases. 1926.
- Heald. — The dissemination of fungi causing diseases. Trans. Am. Microscopical Soc. 32: 1—29, 1913.
- Heald, F. D., Gardner, M. W. & Studhalter, R. A. — Air and wind dissemination of ascospores of the chestnut blight fungus. Journ. Agr. Res. No 6, 1915, pp. 493—526.
- Heald, F. D. & Walton, R. C. — The expulsion of ascospores from the perithecia of the chestnut blight fungus, *Endothia parasitica*. — Am. Jour. Bot. 1: 499—521. 1914.
- Hesselman. — Yakttagelser över Stogströdpollens spridningsförmaga. — Meddel. Strateus Skogsförskönsanst, Häft XVI, 1919, 27—60.
- Hiura, Makoto — Mycological and Pathological studies on the Downy Mildew of Italian Millet. — Kagami Kenkun Hokoku (Researsh Bulletin of the Gifu Imperial College of Agriculture) № 35, 1995, pp. 121—283.
- Ходаковский, Н. — Некоторые данные к биологии *Colletotrichum lagenarium*, вызывающе о заболевание анtrakнозом бахчевых культур. Результаты исследований отделения фитопатологии Немецк. Стазра за время с 1928 г. по 1930, 1931.
- Hopkins. — The Botrytis blight of tulips. Cornell Univer. Agr. Exp. Sta. Mem. 45. 1921.
- Hubert, K. — Beobachtungen über die Verbreitung des Gelbstos bei künstlichen Feldinfektionen. Fortschr. der Landw. VII, 7, ss. 195—198. 1932. (R. A. M., 9: 564. 1932).
- Ячевский, А. А. — Ржавчина хлебных злаков. СПБ. 1909.
- Ячевский, А. А. — Болезни растений (фитопатология), т. I, стр. 203. 1910.
- Ячевский, А. А. — Основы микологии. ОГИЗ. 1933.
- Jones & Bartholomew. — Apple rust etc. Wisc. Agr. Exp. Sta. Bul. 257. 1915.
- Keitt & Jones. — Frequencies of ascospores of *Venturia inaequalis* in orchard air. Phytopath. XV, p. 57. 1925.
- Keitt & Jones. — Studies of the epidemiology and control of apple scab. Wisconsin 1926.
- Klebahn, H. — Die wirtswechselnden Rostpilze. 1904.
- Кулешов. — Ориентировочные опыты с пыльцой кукурузы. Сельское Хозяйство и Лесоводство. Январь, 1915, стр. 93—101.
- Курсанов, Л. И. — Микология. Сельхозгиз. 1933. Москва.
- Lambert, Ed. B. — The relation of weather to the development of stem rust in the Mississippi Valley. Phytopath. XIX, No 1. 1929.
- Long, H. — Influence of the host on the morphological characters of *Puccinia ellisiana* and *Puccinia andropogonis*. Jour. Agr. Res. 2: 303—319, 1914.
- Maneval, W. E. — The viability of uredospores. Phytopath. 14: 403—407. 1924.

- McCubbins. — Dispersal distance of urediniospores of *Cronartium ribicola* as indicated by their rate of fall in still air. *Phytopath.* 8:35—36. 1918.
 Mehta, K. C. — Annual outbreaks of rusts on wheat and barley in the plains of India. — *Ind. Jour. Agr. Sci.* Vol. I, part III, 1931. p. 297.
 Meier, F. C., Stevenson, J. A. & Charles, V. K. — Spores in the upper air. *Phytopath.* XXI, 1, p. 23. 1933.
 Miflet. — Untersuchungen über die in der Luft suspendirten Bakterien. (Cohn) Biologie d. Pilzen. III, Erster Heft. 1875.
 Miquel. — Comptes Rendus. 1878. Vol. 86. p. 1552.
 Miquel — Des organismes vivants de l'atmosphère. Paris. 1883.
 Millikan. — The Electron. Chicago. 1917. pp. 88—122.
 Murhy, P. A. & McKay, R. — Further observations and experiments on the origin and control of onion mildew. — Repr. from the Depart. Journ. Vol. XXXI, No 1. April 1932.
 Наумов, Н. А. — Общий курс фитопатологии. 2-е издание. 1926.
 Наумов, Н. А. — Болезни садовых и овощных культур. 2-е издание. Сельхозгиз. 1934.
 Orton, W. A. & Beattie, R. K. — The biological basis of foreign plant quarantines. *Phytopath.* 7: 29 — 30. 1923.
 Pasteur. — Mémoires sur les corpuscules organisés, qui existent dans l'atmosphère. Ann. de Chimie et de Phys. 3 serie LXIV, 1862.
 Popp, W. & Craigie, J. H. — Rust epidemiology. Report of the Progress Rust Research at the Dominion Rust Research Laboratory Winnipeg. Manitoba, 1931.
 Pennington. — Wind dissemination of aeciospores of *Cronartium ribicola*. *Phytopath.* 14: 52—53. 1924.
 Pethbridge, Lafferty & Rhynehart. — Investigations on flax diseases. Repr. from Department's Journ. Vol. XXII, No 2. 1922.
 Plowright, C. B. — On spore diffusion in the large *Elavellacei*. Grevillea, Vol. IX. No 50. 1860—81. pp. 47.
 Подгайский, Н. Н. — К вопросу оценки силы ветра на глаз. Климат и Погода. № 6 стр. 154—55. 1933.
 Posey, G. B. & Ford, E. K. — Survey of blister rust infection on pines at Kittery Point, Me., and the effect of Ribes eradication in controlling the disease. *Phytopath.* 14: 53. 1927.
 Rankin, W. H. — How further research may increase the efficiency of control of the chestnut bark disease, Report Penn. Ches. Blight Conference, Harrisburg. 46—48. 1912.
 Rankin, W. H. — Some field experiments with the chestnut canker fungus. *Phytopath.* 3: 73. 1913.
 Rankin, W. H. — The chestnut tree canker disease. *Phytopath.* 2: 99. 1912.
 Родигин, М. Н. — К вопросу о способах распространения тыквенного антракноза. — Журнал Опыта. Агрономии Юго-Востока. Вып. 10. 1931, стр. 221—26.
 Русаков, Л. Ф. — Изучение ржавчины хлебов в Амурской обл. в 1925 г. Изв. Амурской обл. С/Х Оп. Ст. Вып. X, XI, XII, 1925, стр. 173.
 Русаков, Л. Ф. — Обследование крестьянских пшениц Южного Приморья на пораженность их стеблевой ржавчиной в 1926 г. — Изв. Примор. Обл. С/Х Оп. Ст. Вып. 3 (6). 1926, стр. 98.
 Русаков, Л. Ф. — *Puccinia coronifera* на *Rhamnus cathartica* в Каменной Степи в 1921. «Задача Растений от вредителей» № 6. 1925, стр. 226.
 Русаков, Л. Ф. — Ржавчина хлебов на Ейской С/Х Оп. Ст. в 1927 г. Защита Растений от вредителей. VI, № 1—2 1929. стр. 107—10.
 Русаков, Л. Ф. — Ржавчина хлебов на Ростово-Нахичеванской С/Х Оп. Ст. в 1927 г. Труды С/Х Оп. Учреждений Сев. Кавказа, Бюллетень № 288. 1929.
 Русаков и Шитикова, А. А. — Ржавчина хлебов в Северо-Кавказ. крае. Труды С/Х Оп. Учреждений Сев. Кавказа. Бюл. № 266, 1928.
 Русаков, Л. Ф. и Шитикова, А. А. — Ржавчина хлебов на Западно-Сибирской (Омской) Обл. С/Х Оп. Ст. В 1928 г. — Материалы по микологии и фитопат. VII, вып. 2 1929, стр. 78—82.
 Saito, K. — Untersuchungen über die atmosphaerischen Pilzkeime. The Journ. of the College of Science Imperial University of Tokyo. Vol. XVIII, art. 5. 1904, p. 1—57.
 Saito, K. — Untersuchungen über die atmosphaerischen Pilzkeime. I. The Botan. Magazine, Tokyo, Vol. 20, 1906, p. 57.
 Saito, K. & Naganishi H. — Untersuchungen über die atmosphaerischen Pilzkeime. III Mitteilung. Japan se Journ. Bot, 1:1—54. 1922 (in Botanical Abstracts. Vol. 11, 1922, p. 629).
 Salmon, E. S. — Notes on the hop mildew. *Journ. Agr. Sci.* 2: 327—332. 1907.
 Salmon, E. S. — The American gooseberry mildew. S. E. Agr. Col. (Wye, Eng.) Bul. 1—9. 1917.
 Шитикова-Русакова, А. А. — Влияние воздушных течений на появление и развитие ржавчинных эпидемий в различных районах Союза, Защита Растений от Вредителей. VII, 1930, № 6, стр. 361—63.
 Шитикова-Русакова, А. А. — Вопрос о заносе ржавчинной инфекции в Амурскую обл. — Материалы по микологии и фитопатологии, VI, вып. 1, 1927, стр. 13—47.

- Шитикова-Русакова, А. А. — Исследование воздуха на содержание в нем спор различных грибов. Материалы по микологии и фитопатологии, V, вып. 2, 1926, стр. 29—48.
- Шитикова-Русакова, А. А. — Микофлора воздуха. Дневник Всесоюзн. Съезд, ботаников в Ленинграде в январе 1928 г. 1928, стр. 90—91 (Тезисы).
- Шитикова-Русакова, А. А. — Особенности распространения спор в воздухе, гл. обр. спор ржавчины хлебов. Труды по Защите Растений V, вып. 1. 1932.
- Шитикова-Русакова, А. А. — Сравнение особенностей развития ржавчины на восточном и западном полях Ставропольской С/Х Оп. Ст. Матер. по микол. и фитопат. VII, вып. 1. 1928, стр. 209—239.
- Schmidt, W. — Die Verbreitung von Samen und Blütenstaub durch die Luftbewegung. Oesterreichische Botanische Zeitschrift, LXVII, Nr 10—12. 1918, S. 313—328.
- Schneider-Orelli, O. — Versuche über die Wachstumsbedingungen und Verbreitung der Fäulnispilze des Lagerobstes. Centralbl. Bakt. Abt. II, Bd. 32, 1912, S. 161—69.
- Scott, W. M. & Ayres, T. W. — The control of peach brown rot and scab. U. S. Dept. Agr. B. P. I. Bul. 174:1—31. 1910.
- Smith, W. G. — Diseases of field and garden crops. 1884.
- Snell, Walter. — Observations on the distance of spread of aeciospores and urediniospores of Cronartium ribicola. Phytopath. 1920, p. 358—364.
- Сорокин, Н. — Растительные паразиты человека и животных, как причина заразных болезней. 1882, стр. 145—193.
- Spaulding, P. — Investigations of the white-pine blister rust. U. S. Dep. Agr. Bul. 957. 1922.
- Spaulding, P. — New facts concerning the white pine blister rust U. S. Dept. Agr. Bul. 116:1—8. 1914.
- Spaulding, P. — The blister rust of the white pine. U. S. Dept. of Agr. B. P. I. Bul. 206:1—88. 1911.
- Stakman, E. C. — Barberry eradication prevents black rust in Western Europe. U. S. Dept. Agr. Bul. 269, 1923, p. 14.
- Stakman, Henry, Curran, & Christopher. — Spores in the upper air. Jour. Agr. Res. XXIV, 1923, pp. 599—606.
- Stakman, Melander & Fletcher. — Barberry eradication pays. Bul. 55. Revised. Agr. 1930.
- Stokes, G.-Camb. Phil. Trans., vol. IX, Part II, 1851.
- Thomson, D. — Appendix to the Report of the Committee for scientific inquiries in relation to the cholera epidemic, of 1854.
- Tubeuf, C. — Einige Beobachtungen über die Verbreitung parasitärer Pilze durch den Wind. Arb. a. d. Biol. Abt. f. Land. u. Forstw. a. K. Ges. 2:175—177. 1901.
- Tissandier. — Les poussières de l'air. 1877.
- Траншель, В. Г. — Промежуточные хозяева ржавчины хлебов и их распространение в СССР. Труды по Защите Растений II серия, вып. 5. 1934.
- Ukkelberg, H. G. — The rate of fall of spores in relation to the epidemiology of black stem rust. Bull. Torrey Bot. Club, LX, 3. pp. 211—228. 1933.
- Виллет, Г. — Туман и мгла, их причины, распределение и предсказание. Москва. 1932.
- Wallace, E. — Scab disease of apples. Cornell Agr. Exp. Sta. Bul. 335: 542—624. 1913.
- Ward, H. M. — Recent research on the parasitism of fungi. Ann. of Botany. Vol. 19. 1905.
- Whetzel, H. H. — Bean anthracnose. Cornell Agr. Exp. Sta. Bul. 255: 431—447. 1908.
- Weston, W. H. Jr. — Production and dispersal of conidia in the Philippine Sclerosporas of Maize. Journ. Agr. Res. XXIII, 1923, pp. 239—278.
- Wiesmann. — Untersuchungen über die Überwinterung des Apfelschorfpilzes Fusicladium dendriticum (Wallr.) Fuckl im toten Blatt sowie die Ausbreitung der Sommersporen (Koniidien) des Apfelschorfpilzes. — Landw. Jahrbuch der Schweiz 1932, 619—679, Bern.
- Wolf, F. A. — The prevalence of certain parasitic and saprophytic fungi in orchards as determined by plate cultures. Plant World. 13:164—172, 190—201. 1910.
- Zeleny, J. & M'Keehan, L. W. — An experimental determination of the terminal velocity of fall of small spheres in air. Abstract in Science. March 19. 1909.
- Zeleny, J. & M'Keehan, L. W. — Die Endgeschwindigkeit des Falles kleiner Kugeln in Luft. Physikalische Zeitschrift. Bd. XI, 1910, pp. 78—93.
- Zimmermann. — Sammelreferate über die Beziehungen zwischen Parasit und Wirtspflanze. — Centralbl. Bakt. 2 Abt. LXVIII, 1925. Nr. 2 Uredinaceae. Nr 3 Sclerotinia, Monilia und Botrytis.

S U M M A R Y

I. The present paper deals with the problem of dissemination of infective diseases of plants by air. The main questions of the greatest importance for plant protection are those connected with the distance of disease dissemination. There are many informations on this problem in literature: evaluations of the air contamination by fungus spores, observations on the disease appearance in points differently distant from the source of infection, mathematical data for the calculation of the distance of the spore dissemination. However till now there is no proper method for determining the distance of disease dissemination by air currents. The elucidation of this problem is the chief task of this paper. It was solved on the basis of literature data and extensive special investigations made in the Ecological Laboratory of the Institute for Plant Protection during the years 1933—34. The experimental work consisted mainly in the investigations concerning the spore separation from sporophores, the rate of their falling and soaring and spore dissemination over a wide area. The results of the work are given below. Moreover a wide review of literature concerning the whole problem is given.

II. The phenomenon of the spore separation was studied in the laboratory. Closed glass chambers and aërodynamical funnel were used. Various fungi were the objects of the study: *Monilia sitophila*, *Botrytis cinerea*, *Helminthosporium sativum*, *Cunninghamella* sp., *Fusarium moniliforme*, *F. scirpi* v. *acuminatum*, *F. culmorum* v. *leteius*, *Colletotrichum lini*, *Ustilago tritici*, *Puccinia triticina* (II), *P. coronifera* (I), *Phytophthora infestans* and some others. The following results were obtained:

1) Different types of sporophores possess a different capability of separating of their spores: some are dusting easily (*Ustilago tritici*, *Botrytis cinerea*, *Monilia sitophila* and so on), others are difficult in spore separation (for instance: aecidiospores of rusts, conidia of the aerial mycelium of *Fusarium* and others), the third ones do not disseminate them at all in the air (*Colletotrichum lini*, pionnotes and sporodochia of *Fusarium*).

2) Spores may be easily drawn upwards by slight convection currents,

3) In most cases spores are easily separated by wind, and a correlation between the rate of separation and the wind velocity has been established. On the ground of the results obtained and the literature data recorded, the following classification of sporophore types, according to their capability of free dissemination of spores into the air, is given:

a) Spores are freely separated under the influence of gravity, air currents, by actual discharging, and b) spores do not separate easily, being enclosed in a sticky substance. A vast majority of fungi belongs to the first group (Anemochores) among which there are many producing serious plant diseases (rusts, smuts and many others). The second group is represented much less abundantly (zoochores, hydrochores and so on). In this group there are several representatives of severe plant diseases (*Colletotrichum*, *Gloeosporium*, some types of sporophores of *Fusarium*, many members of Sphaeropsidales and others). But the first group is of greater importance.

III. The rate of the spore downfall was studied inside the funnel (see fig. 3) over 3 meters high and about 0,5 m in diameter. The rate of the soaring was tested in an apparatus called "sporostat". Objects under test were the spores of different fungi as: *Helminthosporium sativum*, *Tilletia tritici*, *Puccinia triticina* (II), *Monilia sitophila*, *Ustilago tritici*, *Bovista plumbea*, *Lycoperdon piriforme* and, for the comparison, spores of *Lycopodium clavatum* were also taken. The results were as follows:

1) The rate of the spore downfall varies considerably depending on the dimensions (for the different species) and individual distinctions (within one species).

2) Experimentally determined rates of downfall in many cases are near to the theoretical ones (for globular and elliptical spores).

3) The rate of soaring of spore-masses is very low (not more than 42 mm per second).

3) Owing to the insignificant rates of falling and soaring, the spores are lifted high up into the air and disseminated over a vast distance. There is to be no actual difference between spores of various dimensions.

IV. Much attention was paid to the moments of spore dissemination over a vast area. Special tests were performed under natural conditions. Dry masses of pure *Tilletia tritici* spores, or mixed with the spores of *Bovista plumbea*, were disseminated and caught on glasses in different points. A regularity was established on the ground of the obtained data, formulated as follows: $y = c + \frac{a}{sx}$, where „y“—is the distance between a source of pathogen and a point of spore settling, „x“—the number of spores settled down per unit of area and per unit of time, „s“—the area of the spore settling, „a“ and „c“ are constants, depending on the experimental conditions. According to the given equation, so called „isosporous“, i. e. lines of equal settling of spores at a given distance from the source, may be established for each individual case. For this purpose counting of settled spores is enough to be made in two points differently removed from the place of spore dissemination.

V. In evaluating one or the other source of infection in relation to the distance of their injurious effect several factors should be taken into account as: 1) the ability of separating of the infectious particles from the substratum; 2) their viability; 3) degree of dissemination throughout the space; 4) supply of infection; 5) impediments; 6) dimension of the catching surface (acreage and density of the plant growing); 7) „limit-norms“ of air contamination with the spores (maximum number of spores settling for definite space of time per one square unit that would not influence any economically actual development of the disease under the given ecological conditions); 8) environment (temperature, humidity, velocity of the wind and so on). In connection with one or other combination of factors, the distance of dissemination of disease by air will vary not only for the different diseases, but for each separate disease. In some cases the distance of dissemination will be limited by the viability of the pathogen source only, in others by its supply, or by the area and density of plant growing and so on. In some cases the infection may spread over hundred and thousand kilometers, while in others over a kilometer or even few meters only. For the determination of the distance of the disease spreading in practice, three kind of data should be used: 1) rate of the spore settling down at 2–3 points of different distance from the source of infection along the wind direction. 2) „limit-norms“ 3) regularity of the spore dissemination. On the base of actual settling down of spores, and the regularity of their dissemination, a zone is determined, where the given „limit-norm“ of infestation takes place, i. e. a zone where the disease will be of an economical importance under the given ecological conditions.

VI. The wide use of principle first and foremost requires the „limit-norms“ of air infestation with spores of the chief fungi to be established under different conditions. Moreover, the regularity of the spore dissemination should be verified under different ecological conditions. This will determine further work in the given direction.

О Г Л А В Л Е Н И Е.

	Стр.
Предисловие	5
Введение	7
Обзор литературы	9
Глава I. Отчленяемость спор от субстрата и условия, способствующие этому	15
А. Способность спор к отчленению	19
Б. Отчленяемость спор и рассеивание их слабыми конвенционными токами	26
С. Отчленяемость спор при различных скоростях воздушного потока	31
Д. Отчленяемость спор падающими каплями воды	35
Выводы к главе I	35
Глава II. Дальность механического переноса спор воздушными течениями (основные определяющие моменты)	36
А. Скорость падения спор	37
Б. Витание спор	42
Выводы к главе II	45
Глава III. Рассеивание спор в пространстве	45
Выводы к главе III	56
Глава IV. Обсуждение вопроса о дальности распространения инфекционных болезней растений воздушными течениями и окончательные выводы	56
Цитированная литература	62
Summagy	66

Ответств. редактор И. А. Зеленухин.

Редактор выпуска проф. Н. А. Наумов

Техн. редактор А. А. Дмитриев

Сдано в производство 20/X 1935 г.

Подписано к печати 4/XII 1935 г.

Колич. тип. зн. 1 б. л. 135000. Ст. ф. 72 × 110. Изд. ВАСХНИЛ № 39. Авт. лист 7.

Бум. лист. 2^{1/8}. Тираж 1000 экз. Ленгорлит № 29777 Заказ № 2027.

Ленпромпечатьсоюз, типография „Печатни“. Ленинград, Прачечный, 6.

Цена 2 р. 75 к.

ТРУДЫ ПО ЗАЩИТЕ РАСТЕНИЙ

Печатаются и в декабре 1935 г. будут выпущены в свет

I серия: ЭНТОМОЛОГИЯ

- Вып. 13. Д. Штейнберг.—Возможности размножения лугового мотылька (*Loxostege sticticalis* L.) в целинных степях Калмыцкой АССР. Ц. 2 р. 50 к.
14. И. М. Силантьев, И. В. Кожанчиков и Т. Михайлова.—Влияние мочки конопли на гусениц стеблевого мотылька и физиологические обоснования этого приема.
15. А. Н. Мельниченко.—Закономерности массовых размножений лугового мотылька и проблема построения прогноза его залетов.
16. Н. А. Теленга.—Паразит кровяной тли *Aphelinus mali* и его применение в СССР.
17. Г. К. Пятницкий.—Погодные условия, размножение и прогноз появления лугового мотылька.
18. С. А. Предтеченский, С. П. Жданов и А. А. Попова.—Вредные саранчевые в СССР (Обзор за 1925—1933 гг.).

II серия: ФИТОПАТОЛОГИЯ

- Вып. 7. А. И. Райлло.—Диагностическая оценка морфологических признаков у видов рода *Fusarium*.
8. К. М. Степанов.—Распространение инфекционных болезней растений воздушными течениями. Ц. 2 р. 75 к.

Серия III: ОРУДИЯ и СРЕДСТВА БОРЬБЫ

- Вып. 5. Проф. Б. Н. Дашкевич.—Химия растительных ядов.
6. Сероводород и его применение против вредителей и болезней сельскохозяйственных культур. Ц. 3 р.
7. А. К. Воскресенская, Б. А. Додонов, И. Н. Лавров, В. И. Парамонова и Е. А. Скрябина.—Материалы по механизму действия кишечных инсектицидов и сравнительной устойчивости насекомых к яду.

Серия IV: ПОЗВОНОЧНЫЕ

- Вып. 4. П. А. Свириденко.—Степной хорек и его сельскохозяйственное значение в борьбе с грызунами. Ц. 2 р. 50 к.

ЗАПРОСЫ, ЗАКАЗЫ И ДЕНЬГИ НАПРАВЛЯТЬ ПО АДРЕСУ:

Ленинград, 1, Просп. 25 Октября, д. № 17

Ленинградскому Филиалу Издательства Всесоюзной Академии с.-х. наук имени ЛЕНИНА